

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BALTZER-BERN, H. BRAUS-WÜRZBURG, P. BUCHNER-GREIFSWALD,
W. VON BUDDENBROCK-KIEL, A. FISCHER-WIEN, K. V. FRISCH-BRESLAU, R. GOLDSCHMIDT-
BERLIN, V. HAECKER-HALLE A.S., W. HARMS-KÖNIGSBERG, M. HARTMANN-BERLIN, C. HEIDER-
BERLIN, C. HERBST-HEIDELBERG, R. VON HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BONN, R. HEYMONS-
BERLIN, H. JORDAN-UTRECHT, A. KÜHN-GÖTTINGEN, H. LOHMANN-HAMBURG, W. VON
MÖLLENDORFF-KIEL, J. MEISENHEIMER-LEIPZIG, L. RHUMBLER-HANN. MÜNDE, P. SCHULZE-
ROSTOCK, H. SPEMANN-FREIBURG, A. STEUER-INNSBRÜCK, E. WEINLAND-ERLANGEN,
H. WINTERSTEIN-ROSTOCK, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT

FÜR

MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
GREIFSWALD ROSTOCK

3. BAND, 1. HEFT

MIT 45 TEXTABBILDUNGEN

(AUSGEGEBEN AM 3. DEZEMBER 1924)



BERLIN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1924

Die
Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere
steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung in zwanglosen einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der für diese Zeitschrift berechnete Preis des Heftes gilt nur zur Zeit des Erscheinens.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen, um spätere unliebsame Überraschungen zu vermeiden.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Greifswald, Zoologisches Institut
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050—6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin
Reichsbank-Giro-Konto u. Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C
Postscheck-Konten: { für Bezug von Zeitschriften und einzelnen Heften: Berlin Nr. 20120 Julius
 Springer, Bezugsabteilung für Zeitschriften;
 für Anzeigen, Beilagen und Bücherbezug: Berlin Nr. 118935 Julius Springer.

3. Band.

Inhaltsverzeichnis.

1. Heft.

Seite

- Jacobs, Werner, Das Duftorgan von *Apis mellifica* und ähnliche Hautdrüsenorgane sozialer und solitärer Apiden. Mit 27 Textabbildungen . . . 1
- Jaeckel, Siegfried, Die Molluskenfauna der Sperenberger Salzwässer. Mit 2 Textabbildungen . . . 81
- Krieg, Hans, Biologische Reisestudien in Südamerika. II. Rhinoderma und Calyptocephalus. Mit 2 Textabbildungen . . . 150
- —, III. Chilenische Beutelratten. Mit 3 Textabbildungen . . . 169
- Landauer, Walter, Laceration, Knospung und Heteromorphose bei *Actinia equina* L. Mit 11 Textabbildungen . . . 177
- Müller, Otto Herbert, Das Schlüpfen der Odonaten . . . 188

DAS DUFTORGAN VON APIS MELLIFICA UND ÄHNLICHE HAUTDRÜSENORGANE SOZIALER UND SOLITÄRER APIDEN.

Von

WERNER JACOBS,

Rostock.

Mit 27 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. August 1924.)

Einteilung.

	Seite
I. Vorbemerkung	1
II. Material und Technik	2
III. Historischer Überblick	3
IV. Das Duftorgan der Arbeiterin von <i>Apis mellifica</i>	3
1. Morphologie	3
2. Histologie	20
3. Die Eignung des Organs zum Duftorgan	28
4. Der Ausstülpungsmechanismus	34
V. Hat die Drohne ein Duftorgan?	42
VI. Hat die Königin ein Duftorgan?	43
VII. Die biologische Bedeutung des Duftorgans der Honigbiene	44
VIII. Ähnliche Drüsenorgane anderer <i>Apis</i> -Arten	49
IX. Mutmaßliche phylogenetische Entstehungen des Duftorgans	58
X. Ähnliche Drüsenorgane anderer Apiden.	60
XI. Zusammenfassung	76
Literaturverzeichnis	78

I. Vorbemerkung.

Die nachfolgende Arbeit wurde im Zoologischen Institute der Universität Rostock in den Jahren 1923/24 angefertigt. Das Thema wurde mir von Herrn Professor VON FRISCH gestellt, der gerade damals durch seine Untersuchungen über die „Sprache“ der Bienen auf die biologische Wichtigkeit des Duftorgans der Honigbiene aufmerksam gemacht war. Nach dem Sommersemester 1923 wurde er nach Breslau berufen. Wegen der damaligen schlechten Geldverhältnisse war es mir unmöglich nach Breslau zu folgen. Ich arbeitete unter Leitung von Herrn Professor P. SCHULZE in Rostock weiter. Meinen beiden Lehrern bin ich wegen der freundlichen Förderung meiner Arbeit zu großem Danke verpflichtet. Eine große Unterstützung wurde mir auch durch das Entgegenkommen von Herrn Dr. BISCHOFF-Berlin zuteil, der mir durch Vermittlung von Herrn Professor SCHULZE Material von ausländischen *Apis*-Arten und von solitären Bienen, auch von einer *Apis mellifica* Königin zu-

kommen ließ. Ich gestatte mir, ihm auch hier meinen ergebensten Dank auszusprechen, ebenso Herrn Lehrer GRIESE-Wismar für die gütige Zusendung zweier Königinnen von *Apis mellifica*. Den größten Dank aber schulde ich meinen Eltern, die es mir trotz der denkbar schlechtesten Verhältnisse ermöglichten, mein Studium und meine Arbeit zu Ende zu führen.

II. Material und Technik.

Die Untersuchungen wurden auf zwei verschiedene Arten ausgeführt. Zum Feststellen der Anordnung und Zahl der Drüsen und der Chitingebilde genügte die Betrachtung der Oberfläche. Um ein möglichst reines Bild zu erhalten, wurden die Objekte meist in verdünnter Kalilauge erhitzt. Auf diese Weise war es auch möglich, altes getrocknetes Sammlungsmaterial der Beobachtung wieder zugänglich zu machen. Fast alle solitären Bienen habe ich so wieder aufweichen und untersuchen können, ebenfalls die ausländischen *Apis*-Arten. War die Pigmentierung zu intensiv, so wurden die Objekte in Diaphanol aufgehell.

Zur genauen Untersuchung der Drüsenzellen wurde einerseits die Lebenduntersuchung mit Vitalfärbung angewandt. Das herauspräparierte überlebende Duftorgan wurde in eine ganz dünne Lösung von Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung gelegt und die am Rande sichtbaren Drüsenzellen untersucht, wie es auch MC. INDOO (35) angibt. Meistens aber mußte zur Schnittmethode gegriffen werden. Die Fixierung der Objekte wurde mit den verschiedensten Flüssigkeiten vorgenommen. Die besten Resultate ergab die Fixierung mit der CARNOYSchen Flüssigkeit, in der das in breiter Fläche abgeschnittene Abdomen etwa 10 Minuten blieb. Um die Härte des Chitins herabzusetzen, wurden die Objekte mit Diaphanol verschieden lange Zeit behandelt. Die Resultate waren bedeutend besser als ohne Diaphanolbehandlung, zumal wenn die Objekte nach der Celloidin-Paraffin-Methode eingebettet waren. Um aber die langwierige Celloidin-Einbettung zu umgehen, präparierte ich zuletzt nur die Region des siebenten Tergits heraus, unter der die Drüsenzellen liegen. Dieser feine Streif wurde ohne Diaphanol und Celloidin einfach in Paraffin eingebettet und gestattete gut, fünf μ dicke Schnitte zu machen. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach EHRLICH, GRENACHER, DELAFIELD und HEIDENHAIN, gegengefärbt mit Eosin und Pikrinsäure.

III. Historischer Überblick.

Betreffs der historischen Entwicklung des Problems vom Duftorgan der Honigbiene weise ich auf die Ausführungen von FRISCH hin (18b), es ist nicht nötig, etwas hinzuzufügen. An Literatur stand für meine

Untersuchungen nur die Arbeit von MC. INDOO (35) zur Verfügung, in der die Morphologie des Duftorgans behandelt wird. Es hat sich gezeigt, daß diese Untersuchungen bei ihrer Kürze auch zum Teil unrichtig sind. Aus diesem Grunde versuche ich den Bau des Duftorgans auf breiterer Grundlage zu beschreiben und zu erklären. Die Funktion des Duftorgans ist, wie VON FRISCH (18b) erwähnt, im Grunde genommen richtig schon von SLADEN (45 a, b) erkannt; die Ansicht von BUTTEL-REEPENS (9 c) von der Bedeutung des Sterzeltons ist nunmehr, besonders durch die von FRISCHSchen Versuche widerlegt worden. Das allgemeine Problem der Hautdrüsen bei den Insekten ist schon sehr alt. LEYDIG (34) hat sich zum ersten Male gründlicher damit befaßt. In den nächsten Jahren folgten unzählige Arbeiten über Drüsenorgane bei den Insekten aller Ordnungen. Speziell bei den Hymenopteren lag das größte Interesse nicht bei den einzelligen, sondern bei den zusammengesetzten Drüsen. In etwas eingehender Weise beschäftigt sich erst HESELHAUS (24) mit den einzelligen Hautdrüsen, dessen Ausführungen diese Arbeit erweitern soll.

IV. Das Duftorgan der Arbeiterin von *Apis mellifica*.

1. Morphologie.

Das Abdomen der Honigbiene, und zwar einer Arbeiterin wird von sechs vollkommenen Körperringen gebildet. Der erste zeigt eine besondere Gestalt; er ist proximal stark verengt und bildet so den Hinterleibsstiel, der Thorax und Hinterleib verbindet. Ihm folgen fünf normal ausgebildete Ringe. Die nachfolgenden sind teilweise reduziert. Die Stigmenplatten und die Hauptteile des Stachelapparates sind die Reste. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen haben ergeben, daß der scheinbar erste Hinterleibsring der zweite ist. Das Tergit des ersten Ringes ist mit in den Thorax hineingezogen, das zugehörige Sternit ist zu einem ganz schmalen Streifen reduziert worden. Es ist also richtiger, das den Petiolus bildende Segment als das zweite Abdominalsegment zu bezeichnen, wie SNODGRASS (46) es tut (Abb. 1). Der siebente Abdominalring ist dann der letzte vollkommen ausgebildete. Er schließt das Abdomen ab. Zählt man die Ringe fortlaufend, wie ZANDER (58) es tut, so ist der abschließende Ring der zehnte. Wir wollen uns weiterhin der SNODGRASSschen Zählungsart bedienen.

Das Duftorgan der Honigbiene liegt auf dem siebenten Abdominaltergit. Von den Entdeckern und auch noch von MC. INDOO wird angegeben, daß die beim Sterzeln sichtbar werdende weiße Chitinstelle die zwischen dem sechsten und siebenten Tergit liegende Intersegmentalhaut sei. Die Untersuchung hat ergeben, daß dies falsch ist. Die Intersegmentalhaut spielt eine mehr untergeordnete Rolle, den Hauptanteil an dem Duftorgan stellt das siebente Tergit. Dies weiß auch DEGENER

(13 c) schon, wenn er schreibt: „Das fragliche Organ gehört der Basis des sechsten (das ist des siebenten d. V.) Abdominalsegmentes an.“

Um den Bau des Duftorgans von *Apis mellifica* Arbeiterin recht zu verstehen, und um seine Eingliederung in den Gesamtkörperbau gut zu erkennen, ist es nötig, auf den gesamten Oberflächenbau des Abdomens der Biene einzugehen, insbesondere auf den Bau der Tergite,

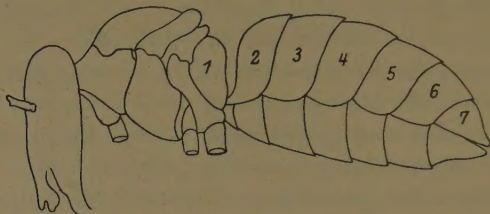


Abb. 1. *Apis mellifica*, Arbeiterin, vereinfacht aus Zander 1922.

da das Duftorgan selbst durch eine Modifikation des siebenten Tergites gebildet wird.

Ein Vergleich der Abdominaltergite miteinander zeigt — wir nehmen das zweite fortan aus — daß die Gestalt bei allen fast dieselbe ist. An Größe nehmen sie nach hinten zu ab, und zwar wird die Querausdehnung im besonderen Maße geringer. Die Ausdehnung in der Körperlängsachse bleibt bei allen fast gleich.

Die Tergite sind durch die dünnen unpigmentierten Intersegmentalhäute verbunden. Diese setzen an den Hinterrand eines Tergites so an, daß das Chitin

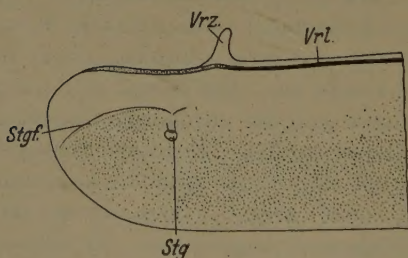


Abb. 2. *Apis mell.*, Arbeiterin, Tergit 4. *Vrl.* = Vorderrandleiste, *Vrz.* = Vorderrandzapfen, *Stg.* = Stigma, *Stgf.* = Stigmenfalte. Die Punkte auf den distalen 2/3 des Tergits deuten die Behaarung an.

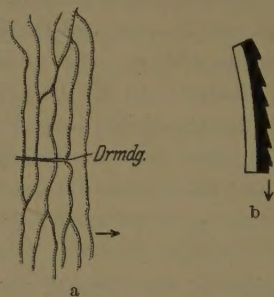


Abb. 3. *Apis mell.*, Arbeiterin, a) Oberflächenskulptur der Tergite in Oberflächenansicht; *Drmdg.* = Drüsenmündung, b) Schnitt durch die Chitindecke eines Tergits. Die Pfeile geben die Richtung an, in der der After liegt.

sich am distalen Tergitrund umschlägt und mit der oberen Schicht auf eine Strecke weit fast verschmilzt oder sich doch ihr eng anlegt. Erst etwa um ein Viertel der Länge des Tergits weiter proximal wird die Intersegmentalhaut vollkommen frei. So kann der Hinterrand ohne Hemmung über das folgende Tergit geschoben werden. Ähnlich folgt die Ansatzlinie der Intersegmentalhaut in derselben Entfernung dem Seitenrand, hier die Verbindung mit dem zugehörigen Sternit vermittelnd. Erst proximalwärts nähert sie sich dem Tergitrunde und setzt schließlich in der ganzen Tergitbreite direkt am Vorderrande an.

Um einen Maßstab zu gewinnen, wollen wir den Bau eines Tergites genau ansehen. Wir wählen Tergit 4 des Arbeiterinnenabdomens. Die Umrisse zeigte Abb. 2. Wir bemerken vor allem die beiden Chitinzapfen am Vorderrand (*Vrz*), die, wie unten gezeigt wird, als Muskelsansatzstellen dienen. Zwischen den beiden Zapfen verläuft kurz vor dem Vorderrand eine dicke, dunkelpigmentierte Chitinleiste (*Vrl*). Sie versteift den Vorderrand, dient auch als Muskelsansatzstelle. Wir erkennen sie besonders gut auf einem Längsschnitt durch das Abdomen.

Über den Ansatz der Intersegmentalhaut gilt das oben Gesagte. Zu erwähnen ist noch, daß die Ansatzlinie am Vorderrand nicht dem Zapfenrande folgt, sondern nur bis etwa zur Hälfte auf die Zapfen hinaufzieht, und zwar auf der Oberseite, so daß also die Zapfen frei in die Körperhöhle hineinragen.

Die ganze Oberfläche des Tergits ist von vertieften Riefen überzogen, die sie in viele kleine, unregelmäßig längliche Felder zerlegt (Abb. 3 a); die Längsachse dieser Felder verläuft zumeist senkrecht zur Körperlängsachse. Der Schnitt (Abb. 3 b) zeigt uns, wie diese Skulptur zu denken ist. Auf der Oberfläche stehen leistenartige, im Querschnitt dreieckige Erhebungen und zwar sind die Dreiecke, wie Abbildung zeigt, nicht gleichschenkelig, sondern haben eine ganz kurze Seite. Diese liegt nach dem Abdomen des Tieres zu (durch den Pfeil bezeichnet). Bei der Oberflächenansicht werden gerade durch die Aufsicht auf diese kurze Seite der Leiste die dunklen Linien hervorgebracht.

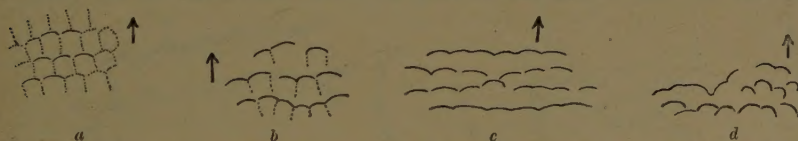


Abb. 4. *Trigona lagensis*, Arbeiterin, a—d Skulptur der Tergitoberfläche. Die Pfeile geben die Richtung zum Kopf an.

Diese Skulptur findet sich durchgehends auf der Körperoberfläche der Apiden, sowohl auf den Tergiten wie auf den Sterniten, manchmal feiner, manchmal gröber ausgebildet. An einem anderen günstigeren Objekt, *Trigona lagensis* Fr., läßt sich zeigen, wie sie zustande kommt (Abb. 4). Auf der Oberfläche eines Tergits dieses Tieres bemerken wir bei schwacher Vergrößerung nichts von einer solchen Skulptur, vielmehr fällt hier eine ganz leicht angedeutete, nur bei schwacher Vergrößerung deutlich sichtbare polygonale Felderung auf, die durch Kantensecretion der Hypodermiszellen entstanden sein dürfte. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man auch eine schwache Skulptur, die mit dieser Felderung in deutlichem Zusammenhang steht; dies in der Weise, daß die zum Vorderrand des Tergits annähernd oder ganz parallelen Seiten der Polygone ähnlich scharfe, meist etwas bogig gekrümmte Linien zeigen, wie wir sie deutlicher bei *Apis mellifica* finden (Abb. 4 a). Schnitte liegen leider nicht vor. Aber wir werden nicht fehlgehen in der Annahme, daß wir es hier mit einem ähnlichen Fortsatz auf der Oberfläche der Körperbedeckung zu tun haben. Hier können wir nun sagen, daß dieser zapfenartige Fortsatz von einer Hypodermiszelle ausgeht. Weitere Beobachtung an demselben Objekt zeigt (Abb. 4 b), daß diese Erhebungen oft zu mehreren zusammenstoßen, wobei deutlich noch jede einzelne Erhebung zu erkennen ist; weiter nach dem Vorderrande des Tergites zu tritt dies in erhöhtem Maße auf, so daß schon längere, guirlandenartige scharfe Linien entstehen. Die ursprüngliche Andeutung der Hypodermiszellen tritt mehr und mehr zurück. Da die Erhebungen nicht alle in zueinander parallelen Linien entstehen, kommt es häufig zum Ineinanderlaufen (Abb. 4 c, d),

und so zu einer ähnlichen Felderung, wie wir sie bei *Apis* fanden. Nunmehr sind also mehrere von den von einer einzelnen Hypodermiszelle gebildeten, zapfenartigen Chitingebilden verschmolzen. Ein ganz ähnliches Bild finden wir bei *Trigona amalthea*. Hier ist die Verschmelzung im ganzen weiter durchgeführt, die Skulptur auch viel deutlicher, d. h. die Zapfen und Leisten höher. An günstigeren Stellen kann man auch deutlich sehen, wie der Kamm der Leiste sogar übergeschoben ist über die vorangehende Leiste. Dieser übergeschobene Teil ist in der Abb. 5 b punktiert gezeichnet.

Wir haben es bei den Leisten auf den Tergiten der Apiden also offenbar mit verschmolzenen Abkömmlingen einzelner Hypodermiszellen zu tun. Ihre einfachste Form ist die Zapfenform, wie wir sie später auf den Intersegmentalhäuten erwähnen werden und wie sie schon früher von P. SCHULZE (43b) als *Spinulae* bezeichnet und neuerdings von ULRICH (51) in verschiedenster Form an den Mundwerkzeugen der Spheceiden beschrieben sind. Aus solchen einfachen Zapfen können dann durch Verschmelzung, Umformung alle möglichen Skulpturen entstehen. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kommt FRITZ WERNER (55) bei Untersuchungen der Skulptur von Chydoridenschalen; auch hier können mehrere Zellen an der Bildung einer Leiste beteiligt sein. Wie er fand auch ich, daß nicht an jeder Zellgrenze eine Leiste auftritt.

An Oberflächenbildungen fällt auf unserem Tergit außerdem noch eine Falte auf, die vom Stigma bogenförmig nach dem Seitenrand verläuft (Abb. 2



Abb. 5. *Trigona amalthea*, a b) Skulptur der Tergitoberfläche; Pfeilrichtung zeigt zum Kopf.

Stgf.) Sie grenzt hier den behaarten Teil von dem unbehaarten ab und fällt ziemlich breit nach hinten über den behaarten Teil über. Vom Stigma aus nach dem medianen Teil des Tergits ist die Falte nur ein kleines Stück weit angedeutet. Bei anderen Formen ist sie quer über das Tergit von Stigma zu Stigma ausgebildet. Der Kürze halber sei sie weiterhin als Stigmentfalte bezeichnet.

Als weitere Chitingebilde sind die Haare zu nennen. Sie sind nicht gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt, sondern finden sich nur auf den distalen zwei Dritteln da das erste Drittel von dem vorangehenden Tergit überdeckt wird und Behaarung eine leichte gleitende Bewegung hindern würde. Die Haare setzen stets am Grunde der leistenartigen Erhebungen an. Wir finden vor allem zwei Typen von Haaren: kleinere dunklere Fiederhaare in kleinen Alveolen und größere hellere, ebenfalls fiederartig bedornete in größeren Alveolen. Die Verteilung ist derartig, daß auf der vorderen Hälfte des behaarten Tergitteils die kleinen, auf der hinteren Hälfte die längeren überwiegen. Lateral vom Stigma ist die Behaarung dichter als auf der übrigen Oberfläche. Die kurzen Haare sind hier oft mit wenigen oder keinen Fiederdornen versehen, werden hier also borstenförmig. Die langen Haare finden sich in besonderem Maße am Hinterrand, nehmen hier ebenfalls manchmal borstenförmige Gestalt an. Die einzelnen Haartypen zeigt Abb. 6 a, b, c, d (die Abbildungen der Haare stammen von verschiedenen Tergiten, dies ist aber unwesentlich, da fast auf jedem Tergit dieselben Haartypen auftreten. Über ihre quantitative Verteilung auf den verschiedenen Tergiten siehe unten).

Die Färbung des Tergits wird einmal durch die Pigmentierung der Körperdecke selbst, dann auch durch die der Haare und durch die Verteilung der letzteren bedingt. Die Pigmentierung ist auf der größten Fläche ein gleich-

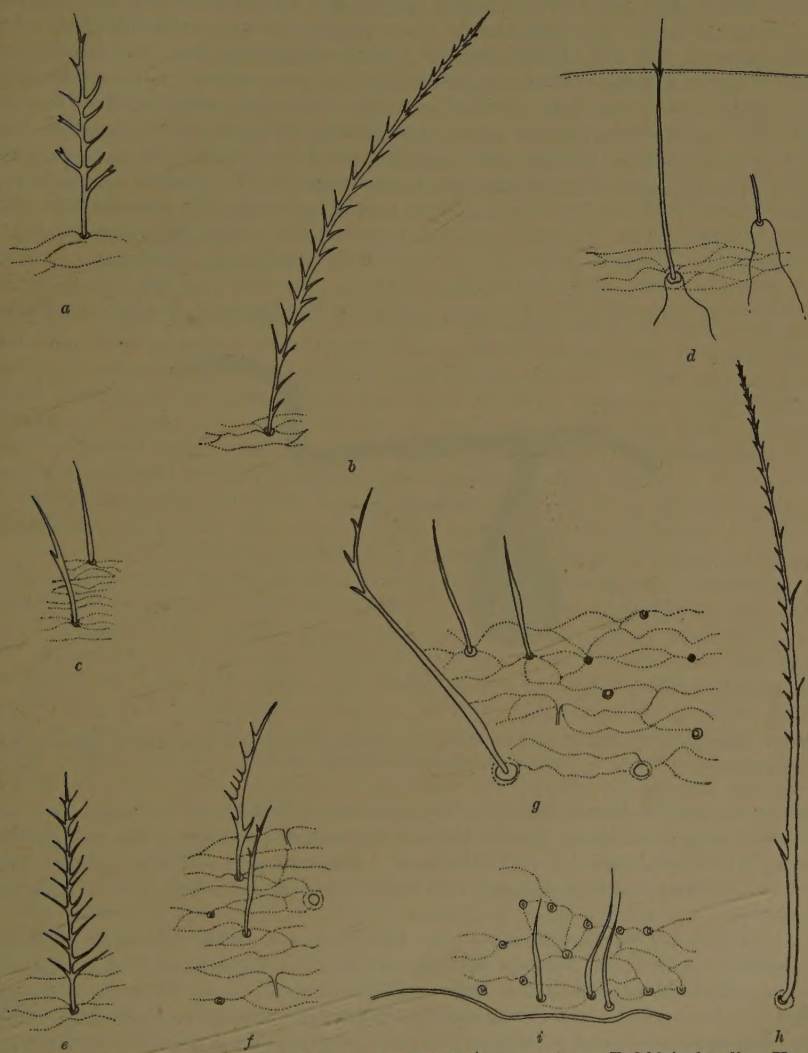


Abb. 6. *Apis mellifica*, Arbeiterin, Haare von den Tergiten, u. z.; a) von T. 3 kleinalveoliges Haar; b) von T. 5, großalveoliges Haar; c) von T. 4, lateral vom Stigma; d) von T. 3, Hinterrand des Tergits; e u. f) von T. 5, proximalwärts stehende kleinalveolige Haare; g) von T. 6, klein- und großalveolige Haare vom medianen proximalen Tergittell; h) von T. 7, großalveoliges Haar des medianen Tergittells; i) von T. 7, Behaarung dicht distal der Stigmenfalte. Stgf. = Stigmenfalte.

mäßiges dunkles Braun. Heller ist sie am unbehaarten Vorderrand, besonders aber am Hinter- und Seitenrand. Die Behaarung ist für die Färbung dadurch wichtig, daß besonders auf der großen Tergitfläche durch die dunkel pigmen-

tierten, großalveoligen Haare die dunkle Wirkung des Pigments noch verstärkt wird. Die hellen Tomentbinden auf der Mitte des Tergits, dort wo der Hinterrand des vorangehenden Tergits aufhört, werden von helleren Haaren gebildet. Diese stehen also nicht, wie ZANDER (58) angibt, am Hinterrand des Tergits.

Betrachten wir die Chitindecke eines Tergits im Längsschnitt (Abb. 3 a), so sehen wir, daß die Chitinbekleidung nicht einheitlich ist. Auf den ersten Blick können wir zwei Schichten unterscheiden: eine äußere pigmentführende, also dunkle, und eine innere fast durchsichtige. Die äußere trägt an ihrer Außenseite die beschriebene Skulptur; eine Schichtung ist in ihr nicht zu erkennen. Nur die aller äußerste Grenze scheint anders gebildet zu sein. Sie hebt sich als helles Häutchen von dem übrigen dunklen Chitin ab. Es scheint hier eine der Grenzlamelle früherer Autoren ähnliche oder gleiche Bildung vorzuliegen. Bei einer anderen Apide, *Macrocera dentata*, habe ich eine solche Grenzlamelle deutlich gesehen. Übrigens scheint auch sonst diese Außenlage nicht ganz einheitlich gebaut zu sein. Bei mit Diaphanol entpigmentierten und mit Hämatoxylin Delafield gefärbten Schnitten nimmt die äußere Hälfte der Außenlage die Farbe

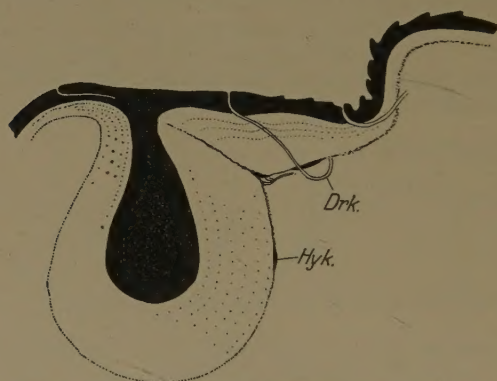


Abb. 7. *Apis mell.*, Arbeiterin, Schnitt durch die Vorderrandleiste von T. 6. Drk. = Drüsenkanälchen, Hyk. = Hypodermiszellkern.

stärker an als die innere Hälfte. In der inneren Schicht ist im Gegensatz zur äußeren eine Schichtung wahrnehmbar, besonders deutlich dort, wo sie die Vorderrandleiste bildet. Beide Schichten zusammen sind auf dem größten Teil der Tergitfläche je etwa $5,6 \mu$ dick (die äußere Schicht bis zur Spitze der Leisten gemessen).

Den Bau der Vorderrandleiste gibt Abb. 7 wieder. Die innere durchsichtige Chitinlamelle überzieht wie ein Mantel den von der Pigmentschicht gebildeten Kern. Sie ist hier bedeutend dicker als gewöhnlich, etwa 28μ dort, wo sie über den Knoten hinzieht. Sehr deutlich ist gerade hier ihre Schichtung. Acht bis zehn Schichten sind zu zählen. Weiter proximal wird diese Schicht wieder dünner.

Der Aufbau des Chitinpanzers von *Apis mellifica* ist noch nicht genauer studiert. Die erwähnte deutliche Zweischichtung stimmt überein mit der von CASPER (12) bei der Imago von *Dytiscus* festgestellten. Es fragt sich aber, ob die von ihm Epiderm genannte Außenschicht mit unserer dunklen Pigmentschicht zu identifizieren ist. Wohl aber können wir unsere Pigmentschicht der von HASS (23) bei *Gryllotalpa* „Pigmentschicht“ genannten Schicht gleichsetzen. Wie dort wurde auch hier keine Schichtung innerhalb derselben gefunden.

Sie setzt sich ganz scharf von der Innenschicht ab. Ebenso gilt für *Apis* die Beobachtung, daß der äußere Teil der Pigmentschicht oft dunkler pigmentiert ist, als der innere. Auch daß sie ein Plasmaumbildungsprodukt und kein Secret darstellt, ist sicher; denn sie trägt allein die durch Verschmelzung von Hypodermiszellenfortsätzen gebildeten Leisten. Unter ihr liegt dann die erwähnte unpigmentierte lamellöse Chitinschicht. Diese entspricht der Hauptlage von *Gryllotalpa*. Als Unterschiede sind aber folgende hervorzuheben. Die Hauptlage läßt nicht, wie bei *Gryllotalpa*, zwei Teile erkennen. Pigmentschicht und Hauptlage sind ungefähr gleich dick. Die Bezeichnung „Hauptlage“ ist daher für *Apis mellifica* nicht sehr günstig. Wir wollen sie weiterhin einfach „Innenlage“ nennen. Wir finden also, soweit sich bisher sagen läßt, folgende Schichten in dem Chitinpanzer von *Apis mellifica*:

1. Grenzlamelle,
2. Pigmentschicht,
3. Innenlage.

Eine solche Dreiteilung findet P. SCHULZE (43b) auch bei den nach dem einfachen Typ gebauten Käferflügeldecken. Ein Vergleich liegt nahe, ist aber nach den bisherigen Beobachtungen nicht durchzuführen. Über den strukturellen Aufbau der Pigmentschicht von *Apis mellifica* wissen wir noch nichts, können also auch nicht sagen, ob sie mit der „Hauptlage“ von SCHULZE verglichen werden kann. Die Bildung der Käferelytren mit ihren Säulchen und der Dornenschicht stellt überhaupt einen besonderen Typ dar.

Kann man nun mit Hilfe von Farbstoffen und von Diaphanolbehandlung irgendeinen Aufschluß über den Bau des Bienenpanzers erhalten?

Um die durchsichtigen Intersegmentalhäute mikroskopisch besser auf Oberflächenskulpturen untersuchen zu können, wurden die Tergite mit einer 2%igen Lösung von Kongorot in 50%igem Alkohol gefärbt. Bei einer Färbedauer von $\frac{1}{2}$ —1 Minute färbt sich die Pigmentschicht der Tergite wenig oder gar nicht rot. An verletzten Stellen des Tergits erkennt man aber, daß sich die Innenlage leuchtend rot färbt und ebenso die Ansatzstellen der Haare, die Drüsenmündungsstellen und die Vorderrandzapfen. Es mag hier sofort miterwähnt sein: auch die Intersegmentalhaut ist — das gilt für alle untersuchten Apiden überhaupt — leuchtend rot gefärbt. Der Übergang vom Tergit zur Intersegmentalhaut ist so ganz scharf markiert, er ist nicht allmählich. Es werden demnach zwischen Pigmentschicht und Intersegmentalhaut irgendwelche chemische oder strukturelle Unterschiede vorhanden sein. Daß hierfür nicht der Pigmentgehalt verantwortlich gemacht werden kann, sieht man daraus, daß auch der dünne, fast pigmentlose Seiten- und Vorderrand des Tergits ungefärbt bleibt.

Um heraus zu bekommen, was für Unterschiede zwischen den beiden Chitinschichten vorliegen, wurden Reaktionen angestellt, für deren Beurteilung die Arbeiten von P. SCHULZE (43d, e, f) maßgebend sind. Tergite wurden mechanisch von organischen Anhängseln befreit und in eine Chlorzinkjodlösung geworfen. Es ergab sich, daß Violettfärbung nur bei der Innenlage und bei den Intersegmentalhäuten auftrat, daß aber die Pigmentschicht vollkommen ungefärbt blieb. Also besteht nur die Innenlage und die Intersegmentalhaut aus reinem Chitin; die Pigmentschicht aber ist inkrustiert. Die Violettfärbung der Innenlage ist besonders deutlich an verletzten Stellen der Pigmentlage. Man kann auch mit einer feinen Nadel die violette Innenlage von der Pigmentlage abziehen. Werden die Objekte mit Diaphanol behandelt, auf diese Weise also die Inkrusten entfernt, so färben sich beide Schichten stark violett. Um diese starke Färbung hervorzurufen, ist es aber nötig, die Objekte Tage bis Wochen in Diaphanol zu lassen. Der Chitinpanzer der Biene zeichnet sich dadurch aus,

daß die Inkrusten wie das Pigment sehr fest in dem Chitin haften; das Chitin ist zwar dünn, aber sehr fest. Diese Festigkeit erschwert auch so sehr die Untersuchung der Chitinstruktur des Bienenpanzers.

Es scheint also, daß bei der Biene — ich betone bei der *Biene*, bei anderen Objekten ist es anders — der Inkrustengehalt die Färbbarkeit mit Kongorot beeinflußt. Diese Ansicht wird auch dadurch gestützt, daß mit Diaphanol behandeltes Material sofort ganz und gar rot gefärbt wird.

Auch anderen Farbstoffen gegenüber ist das Verhalten ein ähnliches. Besonders interessant bei zwei verschiedenen reagierenden Farbstoffen wie Hämatoxylin und Eosin. Ist das Material nicht mit Diaphanol behandelt, so nimmt auf dem Schnitt die Pigmentlage keinen von beiden Farbstoffen an, die Innenlage aber kann mit Eosin leuchtendrot gefärbt werden. Werden die Schnitte mit Diaphanol behandelt, so nimmt die nunmehr ungefärbte Pigmentschicht in Hämatoxylin eine dunkelblaue Farbe an. Die Innenschicht kann auch jetzt, wenn auch in geringerem Maße, mit Eosin gefärbt werden.

Auf der ganzen Oberfläche des Tergits finden wir Drüsenmündungen in Gestalt von feinsten Röhrchen, die das Chitin durchsetzen. Sie gehören zu den einzelligen Drüsen, wie sie von LEYDIG schon genauer für die Insekten beschrieben sind und wie sie späterhin wohl bei allen Vertretern dieser Tiergruppe



Abb. 8. *Apis mell.*, Arbeiterin, Skulpturen von Intersegmentalhäuten, u. z. a) T. 3 — T. 4, b) T. 6 — T. 7.

in typischer Form entdeckt worden sind. HESELHAUS (24) nennt sie kurz „Intrazellen“, ein Ausdruck, der wegen seiner Unklarheit wenig geeignet erscheint. Ich werde derartige einzellige Drüsen mit Ausführungsgang „Ampullendrüsenzellen“ nennen, wobei die Funktion derselben unbeachtet bleibt. Bei Betrachtung von der Oberfläche zeigt sich, daß die Drüsen am Vorderrand auch noch vor der Leiste münden, zum Teil auch die Leiste durchsetzen (Abb. 7). Am Hinterrand und Seitenrand sind sie bis dicht vor den Ursprung der letzten Haare verteilt. Die Mündungen liegen, wie Abb. 3, 6 g, 7 zeigt, stets am Grunde der Rillen, also am Fuß der leistenartigen Erhebungen. Sie sind nach dem Hinterrande zu gerichtet, das heißt, das Röhrchen durchsetzt das Chitin schräg von vorn unten nach hinten oben. Die Drüsenzelle selber braucht aber nicht oralwärts von der Mündung zu liegen, sondern sehr oft liegt sie weiter analwärts. Dann biegt die Ausführungsröhre kurz nach ihrer Mündung analwärts um. Besonders deutlich ist dies bei den Drüsenzellen auf den Tergiten von *Bombus*-Arten zu sehen. Die Verteilung der Drüsen ist auf Tergit 4 nicht gleichmäßig. Auf dem unbehaarten Teil stehen sie etwas dichter als auf dem behaarten. Um eine Zahl anzugeben, mögen auf dem unbehaarten Teil von Tergit 4 etwa 200 Drüsen münden. Die Zahl ist eher zu tief als zu hoch gegriffen.

Die Intersegmentalhaut: Die Länge derselben beträgt 0,9—1 mm. Über die Skulptur der Oberfläche ist zu sagen: Die bei schwacher Vergrößerung

vollkommen durchsichtige Haut ist auf dem unmittelbar an das Tergit angrenzenden Teil ohne jede Skulptur. Bei starker Vergrößerung sieht sie leicht grau-meliert aus. Weiter oralwärts treten feine Knöpfchen oder buckelartige Erhebungen auf, die auch zu mehreren verschmolzen sein können und dann unregelmäßige, leistenartige Erhebungen bilden (Abb. 8). Schließlich findet man einfache spitze Dornen, Spinulae in typischer Ausbildung. Diese finden sich nicht immer und nicht auf jeder Intersegmentalhaut des Abdomens. Auf dem proximalen, an Tergit 3 ansetzenden Teil der Haut fehlt wieder jegliche Skulptur.

Während diese Spinula die einfachsten Hypodermiszellbildungen darstellen, sind die knöpfchenartigen Chitinerhebungen schon als eine abgeleitete Form aufzufassen, die entfernt an die Perlae erinnert, die P. SCHULZE (43b) für die Dornenschicht mancher Käferelytren beschreibt. Verschmelzungen kommen also auch auf der Intersegmentalhaut vor. Es mag hier schon erwähnt sein, daß solche Verschmelzungen bei anderen Apiden auch anders aussehen können als die genannten unregelmäßigen Knöpfchenreihen. So z. B. tragen die letzten drei sternalen Intersegmentalhäute von *Anthophora parietina*-Weibchen in der Umgebung der Vorderrandzapfen starken Spinulabesatz. Die Dornen stehen hier immer zu mehreren in einer Reihe auf einer leistenartigen Erhebung. Ganz ähnlich ist es bei der an Tergit 7 ansetzenden Intersegmentalhaut von *Dasygaster plumipes*-Weibchen. (Vgl. übrigens weiter unten.) Wir dürfen annehmen, daß an der Bildung derartiger Reihen so viele Hypodermiszellen beteiligt waren, als Spinulae vorhanden sind. Es sei nochmals auf die ganz ähnlichen Befunde bei den Spheciden (51) hingewiesen.

P. SCHULZE (43e) und nach ihm HASS (23) fanden an Intersegmentalhäuten von Schmetterlingsspuppen und von Grylliden eigentümliche Bildungen in Form von Kanälchen, die die Haut durchsetzen und möglicherweise etwas mit der Atmung zu tun haben könnten. Von derartigen Bildungen ist bei der Biene nichts zu finden.

Bei Besprechung der Chitinskulptur und ihrem Verhalten gegen Farbstoffe war schon auf verschiedene Eigentümlichkeiten der Intersegmentalhaut hingewiesen. Am auffallendsten ist der durch Chlorzinkjodbehandlung präzise darstellbare Unterschied zwischen dem eigentlichen Tergit und der Intersegmentalhaut. Es liegt die Vermutung nahe, die Intersegmentalhaut lediglich als eine Fortsetzung der Innenlage aufzufassen; sie müßte dann also ohne Inkrusten sein. Um dies zu prüfen, wurden Intersegmentalhäute frei präpariert und mit konzentrierter Schwefelsäure übergossen. Inkrustenfreies Chitin müßte sich ohne Schließenbildung lösen. Dies scheint auch tatsächlich der Fall zu sein, aber die Objekte gestatten bei ihrer Kleinheit kein exaktes Arbeiten; geringe organische Reste können immer noch daran hängen. Günstigere Resultate liefert die Untersuchung von Schnitten (Abb. 9). Es zeigt sich, daß die mit Diaphanol behandelte und mit Hämatoxylin blau gefärbte Pigmentschicht des Tergits auch auf der Intersegmentalhaut vorhanden ist, allerdings ohne Pigment. Sie tritt gegenüber der Innenlage stark zurück. Die Dicke der Chitindecke nimmt an der Stelle, an der die plötzliche Violettfärbung bei der Chitinreaktion eintritt, nicht oder doch nicht wesentlich ab. Auf etwa ein Siebentel der Länge der Intersegmentalhaut nimmt sogar die obere Schicht an Mächtigkeit zu und übertrifft bei weitem die Innenlage an Dicke. Daher ist dieser schon unpigmentierte und, wie die Reaktion beweist, auch schon uninkrustierte Teil der oberen Lage stets dick schwarzblau gefärbt. Erst weiterhin gewinnt allmählich die Innenlage über die Außenlage die Oberhand und verdrängt sie schließlich bis auf ein ganz dünnes Häutchen. In diesem Teil der Intersegmentalhaut ist die Gesamtdicke bedeutend zurückgegangen. Es mögen einige Maße mitgeteilt sein. In der Abb. 9 beträgt:

1. auf dem Tergit
 - Dicke der Pigmentschicht 4—6 μ
 - Dicke der Innenlage 2—3 μ
2. auf der Intersegmentalhaut
 - a) bei X_1
 - Dicke der Pigmentschicht (hier besser Außenlage genannt) 3—4 μ
 - Dicke der Innenlage 1—2 μ
 - b) bei X_2
 - Dicke der Außenlage etwa 1 μ
 - Dicke der Innenlage etwa 2,5 μ
 - c) bei X_3
 - Dicke der Außenlage etwa 0,6 μ
 - Dicke der Innenlage etwa 1,5 μ

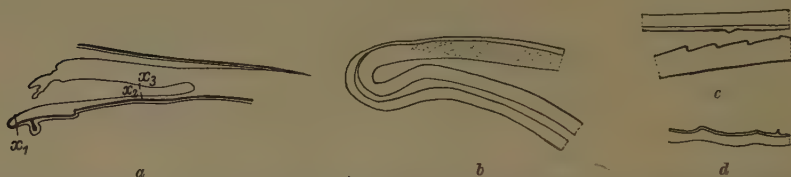


Abb. 9. *Apis mell.*, Arbeiterin, a) Schnitt durch die Intersegmentalhaut, T. 5 — T. 6, b) Stelle x_1 stärker vergrößert; Pigmentschicht und Innenlage des Tergits haben sich voneinander gelöst. Die punktierte Stelle ist die am Beginn der Intersegmentalhaut sehr dicke Außenlage. c) x_2 vergrößert, d) x_3 vergrößert.

Dieser Befund betreffs der Außenlage am Beginn der Intersegmentalhaut ist sehr auffallend und interessant. Er zeigt vor allem, daß man irgendwelche Ergebnisse über Schichtenfolge und ihre Reaktion gegenüber Farbstoffen nicht verallgemeinern darf, denn offenbar hat, nach der Chitinreaktion zu schließen, die am Anfang der Intersegmentalhaut sehr dicke Außenlage keinen oder nur sehr geringen Inkrustengehalt. Das Fehlen der Inkrusten dürfte mit der starken Biegsamkeit der Intersegmentalhaut zusammenhängen, wenigstens hier bei der Biene. Je nach Bedarf kann also ein und dieselbe Schicht inkrustiert sein oder nicht, ohne daß sie sich einem Farbstoff gegenüber verändert verhält.

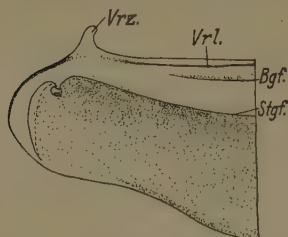


Abb. 10. *Apis mell.*, Arbeiterin, Tergit 7. Abkürzung wie Abb. 2 Bgf. = Bogenfalte, die Punkte davor bezeichnen das Drüsenfeld. Die Punkte distal von Vrz. = die Verbreiterung von Vrl., die übrigen Punkte sind Behaarung.

Auch in anderer Hinsicht unterscheiden sich Tergit und Intersegmentalhaut. Auf dem Tergit wird die Skulptur lediglich von der Pigmentlage (= Außenlage) gebildet. Bei der Intersegmentalhaut kann man aber an günstigen Schnitten feststellen, daß an der Bildung der Spinulae auch die Innenlage beteiligt ist.

Nachdem wir den Bau eines typischen nicht durch irgendwelche Nebenfunktionen abgeänderten Tergits kennen gelernt haben, betrachten wir nun Tergit 7.

Die Umrissse von Tergit 7 sind abgesehen von den Größenverhältnissen ungefähr die gleichen (Abb. 10). Entsprechend der Zuspitzung am Hinterende des Abdomens ist die Breitenausdehnung eine geringere;

sie hat besonders auf Kosten der seitlich von den Vorderrandzapfen liegenden Tergitteile abgenommen. Der Hinterrand erscheint etwas geschweift. Der Vorderrand trägt die Vorderrandzapfen, er wird auch hier versteift von der Vorderrandleiste, über deren Verlauf dasselbe gilt wie für Tergit 4, nur verläuft sie wegen der seitlichen Verkürzung des Tergits seitlich von den Zapfen mehr nach hinten, bildet also hier eine Seitenrandleiste. Sie ist distal von den Zapfen nur sehr schwach pigmentiert.

Der Hinterrand des Tergits ist, da er den Körperabschluß bildet, nicht zart und wenig pigmentiert, sondern stark und dunkel pigmentiert,



Abb. 11. *Apis mell.*, Arbeiterin, Tergit 7, Längsschnitt durch den Hinterrand; es sind nur wenige Haare eingezeichnet.

auch von stärkeren Haaren besetzt (einen Längsschnitt durch den Hinterrand gibt Abb. 11 wieder).

Die erwähnten Unterschiede sind lediglich auf die Lage am Ende des Abdomens zurückzuführen. Von wesentlicher Bedeutung sind aber die folgenden:

Die Lage des Stigmas zeigt Abb. 10. Als erstes ist nun zu beachten,



Abb. 12. *Apis mell.*, Arbeiterin, Schnitte durch Tergitgelenke, u. z. a) T. 6 — T. 7, b) T. 5 — T. 6, c) T. 4 — T. 5.

daß die auf Tergit 4 nur seitlich ausgeprägte Stigmenfalte hier über das ganze Tergit von einem Stigma zum andern zieht und es so in zwei Teile teilt: einen hinteren dunklen und behaarten, einen vorderen hellen, unbehaarten. Schnittbilder zeigen, daß die Falte durch eine Aufbiegung des Chitins nach hinten entstanden ist (Abb. 12 a *Stgf*). Diese Aufbiegung ist aber nicht so weit, daß eine überfallende Falte gebildet wird, wie seitlich vom Stigma. Das hintere Tergitfeld erweist sich beim Vergleich mit dem bekannten Tergit 4 als durchweg unverändert, es hat die normale Pigmentierung, die bekannte Skulptur und trägt die Behaarung.

Die stärksten Unterschiede betreffen wohl die letztere. Diese ist viel dichter als auf Tergit 4 und setzt sich auch aus anderen Haarformen zusammen. Proximal sind die Haare sehr dicht gestellt, kurz und borstenförmig, in kleinen Alveolen stehend. Erst weiter distal treten starke, lange, bedornete Haare in großen Alveolen auf, die allmählich an Zahl immer zunehmen, allerdings immer in geringerer Zahl bleiben als die kleinen Haare. Letztere werden allmählich auch bedeutend länger als die an der Stigmenfalte stehenden und tragen einige Dornen. Ganz am Hinterrand werden die Haare, besonders die großalveoligen, kürzer, sehr stark, borstenförmig oder wenig bedornt.

Die Oberflächenskulptur ist dieselbe wie auf dem normalen Tergit 4, ebenso die Färbung. Da man bei einer Oberflächenansicht auf die Stigmenfalte senkrecht heraufzieht, erscheint diese als dunklere Linie. Dies beruht aber nicht auf einer stärkeren Pigmentierung.

Wesentlich abgeändert tritt uns nun der vor dieser Falte liegende Tergitteil entgegen. Die Behaarung fehlt, wie auch bei anderen Tergiten an der entsprechenden Stelle, der Unterschied ist nur der, daß sie hier auf Tergit 7 plötzlich mit der Stigmenfalte aufhört. Nur in der Nähe des Stigmas finden wir ganz wenige kleine Borstenhaare vor der Stigmenfalte (Abb. 10).

Die Skulptur fehlt auf dem ganzen vorderen Tergitteil fast vollkommen. Nur von der Stelle ab, wo die eben erwähnten wenigen Haare stehen, tritt sie wieder hervor und bedeckt weiterhin den ganzen außerhalb vom Seitenteil der Stigmenfalte liegenden Randabschnitt. Der mediane Teil des Vorderfeldes aber ist ohne die bekannte Riefelung bis zur Ansatzstelle der Intersegmentalhaut.

Der auffallendste Unterschied von einem normalen Tergit ist aber der, daß die Pigmentierung auf dem Vorderteil fast vollkommen fehlt. Schon mit bloßem Auge erscheint daher dieser Teil gegenüber dem hinteren als weißer Streifen; er ist mit das auffälligste Merkmal beim Sterzeln der Bienen. Die Pigmentierung fehlt jedoch nicht vollkommen. Die Vorderrandleiste und auch der skulpturierte Seitenrand des Tergits sind braun, und auch die auf den ersten Blick weiß erscheinende unskulpturierte Fläche ist ganz wenig pigmentiert, so daß sie im Mikroskop gegen das helle Lichtfeld dunkler absticht. Auf dem Schnitt erscheint auch der helle mediane Teil des vorderen Feldes bräunlich.

Es fällt nun bei schwacher Vergrößerung zwischen der Stigmenfalte und der Vorderrandleiste eine dunkle Linie auf, die, letzterer mehr genähert, sich quer über das Tergit hinzieht und sich so über die mittleren zwei Viertel des zwischen den Vorderrandzapfen liegenden Tergitteil erstreckt. Ein Schnittbild (Abb. 12a, Bgf) zeigt, daß wir hier eine Falte vor uns haben. Der vordere Teil des Chitinpanzers sinkt plötzlich in die Tiefe; es entsteht so eine senkrecht verlaufende Chitinwand, die bei der Aufsicht die dunkle Linie vortäuscht, ganz ähnlich wie bei der Stigmenfalte. Hinzu kommt noch, daß gerade hier das Chitin etwas

stärker pigmentiert ist. Die Linie verläuft in einem nach dem Vorderrand leicht konkaven Bogen, wird nach den Enden zu allmählich schwächer. Die Falte wird hier also allmählich flacher und verschwindet schließlich ganz. Auch median ist sie auf eine kurze Strecke schwächer gebildet (Abb. 20 a).

Schnitte und auch Oberflächenbilder zeigen, daß an der Stelle, an der die Chitinhaut eingedrückt ist, die normale Skulptur noch erhalten ist (Abb. 13 a, b). Drei bis vier wohl ausgeprägte Leistenreihen sind gerade auf dem abfallenden Teil der Falte vorhanden. Sie laufen sowohl proximal- als distalwärts in flache ausgebildete Leisten aus, die einen allmählichen Übergang zum unskulpturierten Teil vermitteln.

Die Struktur der Chitinbekleidung des Tergits ist ebenfalls in bestimmter Weise gegenüber dem anderen Tergiten verändert. Wir finden die beiden bekannten Chitinschichten zwar auf dem hinteren behaarten Teil des Tergits gut

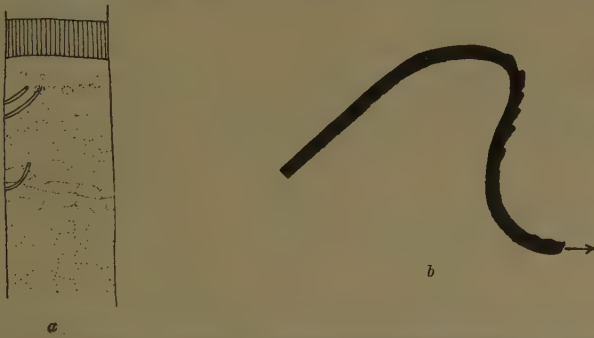


Abb. 13. *Apis mell.*, Arbeiterin, a) Aufsicht auf die Skulptur der Bogenfalte (Bgf.), b) Schnitt durch die Bogenfalte.

ausgebildet (Abb. 12 a). Die untere lamellöse Schicht hört jedoch bei der Stigmenfalte fast auf, sie wird so zart, daß ich sie auf meinen Schnitten kaum habe wahrnehmen können. Am deutlichsten ist sie noch an der Vorderrandleiste, wo bei den normalen Tergiten eine besonders dicke Schicht dieses nicht inkrustierten Chitins liegt. Auch aus anderen Gründen ist anzunehmen, daß diese untere Schicht, wenn auch nur in einer kaum sichtbaren, zarten Lage, vorhanden ist; denn an der Intersegmentalhaut tritt sie wieder deutlich hervor.

Messungen haben folgende Zahlen betreffs der Stärke der Chitinbekleidung ergeben:

Dicke der Chitindecke des behaarten Tergitteils	7,5 μ
davon pigmentiert	5,5 μ
unpigmentiert	2 μ
Dicke der Chitindecke des unbehaarten Tergitteils	2—2,5 μ
Größte Dicke der Vorderrandleiste	15—16 μ

Behandlung mit Chlorzinkjod zeigt, daß auch der sehr schwach pigmentierte vordere Teil des Tergits stark inkrustiert ist, er zeigt gar keine Violettfärbung. Diese zeigt sich in schwachem Maße erst nach mehrtägiger Diaphanolbehandlung, ein weiterer Beweis für die schon von P. SCHULZE an unpigmentierten Käferelytren festgestellte Tatsache, daß Inkrustierung und Pigmentierung nichts miteinander zu tun haben.

Die Mündungen von einzelligen Drüsen sind auf Tergit 7 im Gegensatz zu Tergit 4 nicht gleichmäßig verteilt. Wir haben auch hier auf die Scheidung durch die Stigmenfalte zu achten. Auf dem behaarten Teil habe ich keine Mündungen gefunden; doch ist sehr wohl möglich, daß wegen der dichten Behaarung hin und wieder eine der Beobachtung entgangen ist. Auf jeden Fall sind sie sehr spärlich.

Auf den unbehaarten Teil sind die Drüsenmündungen, in diesem Fall also diejenigen der Duftdrüsen, auf einen schmalen Bezirk zusammengedrängt, und zwar auf den Streifen zwischen der bogenförmigen Falte und der Vorderrandleiste (Abb. 10). Wir sahen, daß an der bogenförmigen Falte die Skulptur wieder auftrat. Schon hier finden sich die Drüsenmündungen; sie liegen dann genau wie bei normalen Tergit 4 so, daß sie am Grunde der Skulpturleisten münden. Die meisten Drüsen münden aber etwas weiter nach der Vorderrandleiste zu, wo die Skulptur schon wieder undeutlich oder verschwunden ist. In diesem Punkte stimmen die Beobachtungen Mc. INDOOS; er hat nur nicht den



Abb. 14. *Apis mell.*, Arbeiterin, Tergit 7, Schnitt durch das Drüsenmündungsfeld.

wahren Charakter der Leisten und Falten erkannt. Die Anzahl der Drüsenmündungen wird von ihm auf 5—600 angegeben. Diese Zahl dürfte annähernd stimmen. Eine genauere Zählung ist mit gewöhnlichen Mitteln nicht durchzuführen. Wie nach den Seiten zu die bogenförmige Falte allmählich verstreicht, so nimmt auch die Drüsenmündungszahl nach den Seiten hin allmählich ab. Nur wenige Mündungen liegen noch seitlich vor dem vollkommenen Aufhören der obigen Falte.

Die Mündungen liegen entweder einzeln oder in Gruppen von 2—10 vereinigt. Schon an ungefärbten und besonders an mit Kongorot gefärbten Präparaten kann man erkennen, daß das Chitin um einzelne oder um eine Gruppe von Mündungen herum einen hellen Hof bildet, der bei den gefärbten Präparaten ungefärbt bleibt. Manchen von den einzelmündenden Drüsen fehlt er; sehr deutlich und von verschiedenster Gestalt ist er bei den Mündungsgruppen. Es ist schwer einzusehen, wie der Hof gebildet wird, auf Schnitten ist nichts von einer Verdickung oder Verdünnung des Chitins wahrzunehmen. Möglicherweise handelt es sich um eine chemische Veränderung. Es hat den Anschein als ob durch die Ausbildung dieses Hofes eine Zusammenfassung mehrerer Mündungen zu einer Gruppe eingeleitet wird, wie CASPER (12) ähnliches bei Drüsenpaketen im Präputium und an der Basis der Mundgliedmaßen von *Dytiscus* gefunden hat. Mehrere Ausführungsgänge laufen nach seiner Beschreibung dann zu einem Strang vereinigt, manchmal auch mit einem gemeinsamen Plasmabelag versehen, dahin und münden auf einem Cribellum. In unserem Falle ist die Zusammenfassung der Aus-

führungsgänge zu Strängen noch nicht durchgeführt, sondern eben erst durch den erwähnten Hof angebahnt.

Der Durchbruch der Drüsenröhrchen durch das Chitin ist in Abb. 14 dargestellt. Eine ganz ähnliche Abbildung gibt auch MC. INDOO. Die Röhrchenweite beträgt an der Durchbruchsstelle etwa 1μ . Sie bleibt auf dem weiteren Verlauf nach der Drüsenzelle zu dieselbe. Kongorot wird von den Röhrchen nicht immer gut aufgenommen. Manchmal erscheinen sie als zarte rote Fäden unter den ungefärbten dickeren Chitin. Unter diesen Umständen zeigt sich, daß die Röhrchen zum Teil eine Länge von 0,1 mm und darüber erreichen. Die Drüsenkanälchen bestehen offenbar nicht aus Chitin. Bei Behandlung mit Chlorzinkjod tritt weder ohne noch mit Anwendung von Diaphanol Violettfärbung auf. Nach mehrstündigem Kochen in 20%iger Kalilauge werden die Drüsenkanälchen aufgelöst, bestehen also wohl aus einem Albuminoid.

Es mögen noch folgende Maße für die Oberfläche des Tergits angegeben sein:

Hinterrand des Tergits bis Stigmenfalte	1,6 mm
Stigmenfalte bis Vorderrand des Tergits etwa	0,75 „
Stigmenfalte bis distaler Rand der Vorderrandleiste etwa	0,65 „
Stigmenfalte bis Drüsengruben	0,5 „

Wenden wir uns der Betrachtung der Intersegmentalhaut zu. Die Ausdehnung der Intersegmentalhaut beträgt in der medianen proximal-distal 1,7—1,8 mm. Bei Oberflächenbetrachtung zeigt sich eine Bildung derselben, die sie von vornherein von einer normalen Haut stark unterscheidet. Während dicht bei dem Ansatz an Tergit 7 die Skulptur und Aussehen ganz wie bei andern Intersegmentalhäuten ist, setzt bald eine sehr starke Faltung ein, die etwa die halbe Längenausdehnung der ganzen Haut einnimmt. Die Falten verlaufen in der Längsachsenrichtung des Körpers. Es sieht aus, als ob die Haut durch Druck von beiden Körperseiten sehr gleichmäßig gefaltet ist (Abb. 15). Die Falten verlaufen manchmal leicht geschlängelt. MC. INDOO meint, daß es sich hier nicht um eine einfache Faltung, sondern um lokale Verdünnungen der Chitinmembran handelt, die sie etwa halb durchsetzen würden. Dem widerspricht der erste Anblick, dann auch die gleichmäßige Färbung mit Kongorot, vor allem aber die Betrachtung der umgeschlagenen Haut (Abb. 15). Die Faltungen sind viel zu hoch, als daß es sich nur um Verdünnungen der Chitinhautmembran handeln könnte.

Gegen die Mitte der Intersegmentalhaut gehen die Falten in eine netzartige Struktur über, die bald verschwindet. Allmählich zeigen sich dann, wie bei der oben beschriebenen Intersegmentalhaut die warzigen und spitzigen Erhebungen.

Die Struktur der Intersegmentalhaut gleicht im großen und ganzen der einer normalen. Wie dort finden wir auch hier beide Chitinschichten. Ebenso überwiegt an dem an Tergit 7 ansetzenden Teil die obere mit ihrer starken Blau-

färbung in Hämatoxylin. Sie übertrifft auch auf dem gefalteten Teil noch die untere Schicht, nimmt dann allmählich ab, während die untere stärker wird.

Wir kennen nun die morphologischen Unterschiede zwischen einem normalen Tergit und dem durch eine besondere Funktion stark abgeänderten siebenten Tergit. Ein Vergleich aller in ihrer Form einigermaßen übereinstimmenden Tergite, das sind Tergit 3—7, zeigt nun, daß die abweichende Ausbildung von Tergit 7 nicht plötzlich auftritt, sondern daß die Tergite, in der Reihenfolge von vorn nach hinten betrachtet, sich der Ausbildung von Tergit 7 immer mehr annähern. Das erste Tergit, das mit dem Metathorax verbunden ist, und das zweite, daß die

Verbindung zwischen Abdomen und Thorax herstellt, schließen wir weiterhin von der Betrachtung aus. Im einzelnen sehen wir folgendes:

Unwesentlich ist die Abnahme der Breite der Tergite, die lediglich durch die allmähliche Zuspitzung des Abdomens bedingt ist. Die Umrisse bleiben sich größtenteils gleich. Es mag nur erwähnt sein, daß bei Tergit 3 die Vorderrandzapfen fehlen. Die Stigmenfalte ist nur bei Tergit 7 vollkommen ausgebildet. Der Seitenteil findet sich bei allen andern auch, der Mittelteil aber fehlt auf Tergit 3 vollkommen und ist bei den folgenden Tergiten jederseits nur durch eine kurze Falte angedeutet. Diese kurze Falte kann bei verschiedenen Individuen verschieden ausgebildet sein, nimmt aber nach Tergit 7 zu an Länge immer zu. Individuelle Verschiedenheiten sind vorhanden.

Die Skulptur ist in ihrer Art überall dieselbe. Das Bemerkenswerte betrifft ihrer Verteilung war ihr Fehlen auf dem unbehaarten Teil von Tergit 7. Eine allmähliche Annäherung hieran ist auf den vorangehenden Tergiten nur

in geringem Maße festzustellen, alle zeigen ausgeprägte Skulptur auf dem unbehaarten Teil, nur auf Tergit 6 ist eine geringe Abschwächung wahrnehmbar. Bei der Behaarung betrachten wir sowohl die Form als die Verteilung der Haare. Die verschiedenen Formen zeigen die Abbildungen (Abb. 6). Sowohl die Haare der großen als die der kleinen Bälge sind auf Tergit 4 regelmäßig bedornt, abgesehen von der Region lateral vom Stigma (Abb. 6 c). Auf Tergit 7 finden wir proximal die kleinalveoligen Haare ohne Dornen, borstenförmig; die großalveoligen sind durchweg etwas kürzer geworden und zeigen eine Reduktion der Bedornung derart, daß sie meist nur noch einseitig ist. Auf Tergit 5 ist die Haarform noch sehr der auf Tergit 4 ähnlich; nur ganz proximal ist die Bedornung der kleinalveoligen manchmal etwas reduziert. Ganz selten tritt ein kleines Borstenhaar auf. Auf Tergit 6 finden wir ganz proximal schon mehr borstenförmige als bedornnte, dann mehr nach hinten solche mit reduzierter Bedornung und erst auf der Mitte des behaarten Teils die normalen kleinalveoligen Dornenhaare. Auch die Haare mit großen Alveolen sind oft schon einseitig bedornt. Lateral vom Stigma geht die Vereinfachung der Haarformen immer etwas voran.

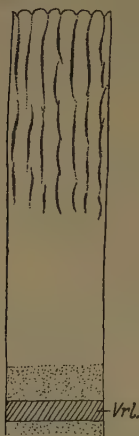


Abb. 15. *Apis mell.*, Arbeiterin, Tergit 7, Aufsicht auf die Intersegmentalhaut; diese ist an dem einen Ende umgeschlagen.

Auf Tergit 3 (Abb. 6 k) sind proximal nur großalveolige Haare, allmählich treten auch die kleinalveoligen auf, die die ersteren auf dem distalen Tergitteil allmählich verdrängen: das umgekehrte Verhältnis wie auf Tergit 7. Die Verteilung der Haarformen ist auf Tergit 4 derart, daß proximal auch nur sehr spärlich Haare auftreten, und zwar zuerst einige großalveolige, dann beide Arten zu gleichen Teilen, ein Endelang in dem medianen Teil überwiegen die kleinalveoligen, auf dem distalen Teil wieder die großalveoligen. Auf Tergit 5 treten sofort klein- und großalveolige auf, erstere überwiegen bedeutend auf dem ganzen vorderen Haarteil. Die Behaarung ist außerdem proximal bedeutend dichter als auf Tergit 4. Auf Tergit 6 geht die Entwicklung in der eingeschlagenen Richtung weiter: Überwiegen der kleinalveoligen Haare proximal, dichtere Behaarung, so daß wir schon eine starke Annäherung an die Verhältnisse auf Tergit 7 vor uns haben.

Für unsern Fall am interessantesten ist jedoch die Verteilung der Drüsenmündungen. Wir sahen, daß einerseits auf Tergit 4 die Drüsenmündungen diffus verteilt sind, daß eine geringe Häufung auf dem unbehaarten Teil vorliegt. Wir sahen anderseits, daß auf Tergit 7 die gesamten Drüsenmündungen auf eine schmale Zone des unbehaarten Tergitteils zusammengedrängt sind. Der Übergang zu dem letzten Extrem vollzieht sich so, daß die Häufigkeit der Mündungen auf dem unbehaarten Tergitteil von Tergit zu Tergit analwärts zunimmt (Abb. 16). Wir finden auf Tergit 3 auf dem unbehaarten Teil nur ganz vereinzelt eine Mündung; analwärts auf dem behaarten Teil stehen etwas mehr. Für Tergit 4 hatten wir oben für den unbehaarten Teil 200 angegeben, wahrscheinlich sind es noch mehr. Tergit 5 hat an derselben Stelle 250—300, Tergit 6 hat 450—500. Wir stellen also eine auffallende Zunahme der Drüsenmündungen auf dem unbehaarten Tergitteil fest; dem steht eine mäßige Abnahme auf dem behaarten Teil gegenüber. Übrigens mag erwähnt sein, daß auf den Tergiten 4—6 eine mehr oder weniger große Zahl von Drüsenröhren auch die Vorderrandleiste ganz oder zum Teil durchsetzt und dann also vor oder auf ihr mündet. (Abb. 16.) Die Zahl derselben für ein Individuum beträgt:

Tergit 4: 5—8, Tergit 5: 60—70, Tergit 6: 120—130,

doch schwanken diese Zahlen bei verschiedenen Individuen ganz auffallend, damit die Gesamtzahl der Mündungen überhaupt. Für ein anderes Individuum gelten entsprechend den vorigen folgende Zahlen: Tergit 5: 20, Tergit 6: 48 (die Zeichnungen über die Drüsenverteilung sind nach den Individuum mit der geringen Drüsenzahl angefertigt).

Auf dem vorderen Teil von Tergit 7 ist als besonders bemerkenswert die bogenförmige Falte zu bezeichnen. Auch diese Falte ist auf Tergit 6 schon angedeutet. Man sieht sie bei der Betrachtung in Aufsicht mehr oder weniger deutlich. Auf Abb. 16 c ist sie durch engere Skulptur angedeutet; man sieht senkrecht von oben auf dem Schrägabfall der Chitindecke, wodurch diese Verkürzung zustande kommt. Besonders deut-

lich wird diese Falte auf dem Schnitt (Abb. 7, 9 a, 12 b). Beachtenswert ist auch, daß die Skulptur auf Tergit 6 vor der erwähnten Falte mehr oder weniger abgeschwächt ist.

Einige Einzelheiten über die Art, wie die Drüsenkanälchen das hier sehr starke zweischichtige Chitin durchbrechen, zeigt Abb. 7. Wir beachten besonders, wie das Kanälchen beim Durchbrechen der unteren, lamellosen Chitinschicht die einzelnen Schichten gewissermaßen aufbiegt und mit sich reißt nach der Mündung zu. Dies ist deutlich auch auf einer Oberflächenansicht des Tergits zu sehen.

Wir stellen somit fest, daß die morphologische Ausbildung der Abdominaltergite in eigenartiger Weise segmental angeordnet ist. Die höchste Differenzierung und Anpassung an einen bestimmten Zweck

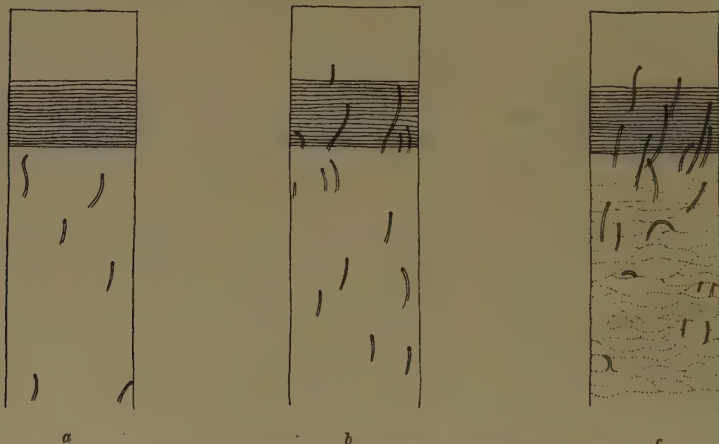


Abb. 16. *Apis mell.*, Arbeiterin, Häufigkeit der Drüsenmündungen auf einem schmalen Tergitstreifen, a) von T. 4, b) von T. 5, c) von T. 6 *Vrl.* = Vorderrandleiste, *Bgf.* = Andeutung der Bogenfalte bei T. 6.

zeigt das letzte, siebente Tergit; schon vom dritten Tergit an geht die Ausbildung analwärts so vor sich, daß eine allmähliche Angleichung an die differenziertesten Verhältnisse statt hat.

Wir werden eine solche bestimmt gerichtete Angleichung auch noch bei anderen Apiden häufig wiederfinden; überhaupt ist eine derartige Ausbildung bei Insekten auch sonst beobachtet. Erwähnt seien hier die Papillen auf dem Rücken der Larven von *Melasoma populi* L., oder die Drüsenschläuche in den Thoraxsegmenten der Trichopterenlarven, die sogenannten Gilsonschen Drüsen (vgl. DEGENER 13c).

2. Histologie.

Bevor wir auf die organische Zusammenfügung und -wirkung der beschriebenen morphologischen Bildungen des Duftorgans eingehen, sollen die das duftende Secret absondernden Drüsenzellen beschrieben sein.

Über die Lage und Verteilung der Drüsenzellen geben am besten Schnittbilder Auskunft. Wir sehen an geeigneten Schnitten unter dem Chitin eine zarte Hypodermis hinlaufen. Die Zellen sind ganz platt gedrückt und werden nur durch die im Schnitt linsenförmigen Zellkerne an manchen Stellen deutlicher.

Messungen erbrachten folgende Maße:

Längsdurchmesser eines Hypodermiskerns:	11	μ
„ „ „	6,5	„
„ „ „	7,5	„
Querdurchmesser	etwa	1
„ „ „	2,5	„

Die Hypodermis fehlt unter keinem Teile des Chitins, auch nicht unter irgendeinem Teile von Tergit 7. Daß sie manchmal nicht festzustellen ist, kann an ihrer Zartheit und an der Konservierungs- und Schneidetechnik liegen.

Unter der Hypodermis finden wir den Fettkörper. Dieser ist schon von WIELOWIEJSKY (56) beschrieben worden. Wir haben es hier mit einer durchweg einschichtigen Lage von Fettzellen zu tun, an die in ziemlicher Menge Önocyten angelagert sind. Eine Aufsicht von innen auf dies Zellmosaik bildet sehr gut SNODGRASS (46) ab. Auf den ersten Blick fallen die gelblich-grünen, kleinen Önocyten gegenüber den weißen größeren Fettzellen auf. Dort, wo das Duftorgan liegt, bemerkt man schon bei der Aufsicht von innen einen dichteren Zellkomplex; auch bei der Aufsicht von außen ist diese Zellschicht erkennbar, da das Chitin hier ohne Pigment ist. Die Zellen haben im Gegensatz zu den Fettzellen sowohl wie zu den Önocyten ein mehr hyalines Plasma. Es fehlen die Fettkügelchen, durch die die Fettzellen charakterisiert sind, und die Granula, die die Önocyten auszeichnen und ihnen ihre Farbe geben. Dies sind die Drüsenzellen, deren Mündungen wir schon kennen gelernt haben.

Wir bemerken auf dem Schnitt die einschichtige Lage der meist ovalen oder runden Fettzellen, ab und an ist auch eine Önoocyte getroffen, die sich außer durch ihre geringere Größe von den Fettzellen durch den meist rundlichen, nicht gelappten Kern und durch ihre Lage unterscheiden. Sie liegen nämlich meist nicht so im Verband der Fettzellen drin, daß sie in diesem eine Unterbrechung herstellen, sondern sind ihm von innen her angelagert; manchmal legt sich auch von außen einmal eine an, aber nicht in der Regel, entgegen der Ansicht von WIELOWIEJSKY (56). Dies ist übrigens schon sehr gut an einer Aufsicht auf einen frei präparierten Fettkörperlappen zu sehen. Diese Fettkörperschicht dehnt sich über die ganze Breite des Rückenschildes aus und wird nur median durch den Herzschlauch verdrängt.

Die Drüsenzellen liegen zum größten Teil unter der vorderen Hälfte des Teils von Tergit 7, der analwärts von der Stigmenfalte, oralwärts von der Bogenfalte begrenzt wird. Der Komplex hat eine größte Dicke

von etwa vier Zellen. Auf dem Längsschnitt sehen wir also einen Zellhaufen. Dieser hat eine mehr oder weniger ausgeprägte ellipsoide Form. Das proximale Ende erstreckt sich noch bis fast an die Vorderrandleiste. Auf einem Schnitt zähle ich 15 und weniger Drüsenzellkerne (Abb. 17). Die kurz darauf oralwärts ansetzende Intersegmentalhaut wird nur von der Hypodermis begleitet, nicht auch von einer unter dieser liegenden Fettzellen- oder Drüsenschicht. Fettzellen treten erst wieder unter der Fläche von Tergit 6 auf. Der Drüsenzellhaufen wird wohl identisch sein mit den „Zellen mit großen Kernen“, die ZANDER (58) auf seinen Schnitten sieht und von denen er sagt: „Ihre Bedeutung ist völlig dunkel,“ obgleich er die Arbeiten von SLADEN (45, a, b) schon kennt.



Abb. 17. *Apis mell.*, Arbeiterin, Schnittbild durch den Drüsenkomplex. *Hyp.* = Hypodermis, *Fz.* = Fettzellen.

Die Drüsenzellen sind meist von ovaler manchmal auch runder Gestalt. Da sie ziemlich dicht gedrängt liegen, sind sie manchmal durch den Druck gegeneinander abgeplattet. In den ganzen Komplex können, besonders nach der Leibeshöhle zu, auch Fettzellen eingeklemt sein. Folgende Dimensionen der Drüsenzellen wurden festgestellt:

42 : 28, 30 : 30, 27 : 27, 45 : 25 (Maße in μ).

Das Plasma der Drüsenzellen erscheint meistens ziemlich homogen. Die von MC. INDÖO (35) gesehenen hellen Bläschen, die bei lebenden Zellen überall im Plasma zerstreut sein sollen, habe ich nicht feststellen können. Eine genaue Betrachtung von Drüsenzellen, die in physiologischer Kochsalzlösung lagen, der im Verhältnis 1 : 10 000 Methylenblau zugesetzt war, zeigte das Plasma leicht granuliert; eine Unregelmäßigkeit war nicht zu bemerken (Abb. 18 a). Nur in der Umgebung des

Drüsenröhrchen ist die Struktur anders. MC. INDOO spricht von einer Ampulla, einem hellen, durchsichtigen Hof, der das Ende des Röhrchen in der Zelle umgibt. Sie hat nach seinen Abbildungen etwa birnförmige Gestalt. Dem größten Teil der Zelle durchläuft das Röhrchen danach, ohne daß es eine Strukturveränderung im Plasma hervorruft. Der Hof der Ampullen soll von radiären Strahlen durchzogen sein. Meine Beobachtung von überlebenden, schwach gefärbten Drüsenzellen zeigte (Abb. 18 a), daß das Plasma an manchen Stellen seine Granulierung verliert und Hyalin wird. Diese durchsichtigen Stellen finden sich manchmal zu zweien in derselben Zelle. Sie sind teils rund, teils lang gestreckt, bilden dann nicht selten sogar Schleifen. Es ist ganz augenscheinlich, daß wir hier den Verlauf des Secret Röhrchen in der Drüsenzelle vor uns haben, bald im optischen Längs- bald im Querschnitt gesehen. Manchmal meine ich gesehen zu haben, daß die Granulierung des Plasmas an der Grenze zum hellen Hof etwas dichter war, und in einem Fall waren die Granula so gestellt, daß eine radiäre Strahlung zu sehen war, die aber vor dem hellen Hof wieder aufhörte. Diese Untersuchungen wurden im August 1923 ausgeführt, ohne daß vorher beobachtet war, ob die betreffenden Individuen das Duftorgan stark in Anspruch genommen hatten. Daß es sofort funktionsfähig war, zeigte sich beim Abtöten.

Das Plasma der fixierten und gefärbten Drüsenzellen älterer Tiere hat zumeist einen sehr gleichmäßigen, feinwabigen Bau. Diese Struktur ist fast gleichmäßig über den größten Teil der Zelle verteilt. In der Umgebung des Secretkanälchen aber ändert sich die Struktur (Abb. 18 b). Bei Färbung mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN sehen wir etwa folgendes: Ein Querschnitt des Kanälchen erscheint als feines helles Pünktchen mit einem dunklen Hof herum. Oft ist der Querschnitt nicht so deutlich, sondern wir sehen nur ein tief schwarzes Zentrum. Um dies herum liegt ein heller Hof, die Granula im Plasma fehlen hier, oder es laufen von der Peripherie des hellen Hofes radiäre Strahlen zum dunklen Zentrum. Rings um den hellen Hof herum ist das Plasma oft dichter granuliert als sonst. Wir haben hier sicher eine Binnenkapsel vor uns, wie sie bei *Dytiscus* in wunderbar deutlicher Form vorliegt. Die Ausbildung ist hier weniger deutlich. Es fehlt vor allem eine ganz scharfe Grenze gegen das umgebende Plasma; die nach CASPER (12) alloplasmatische Wand der Binnenkapsel, die bei den Schreckdrüsen im Prothorax von *Dytiscus* außerordentlich stark ausgebildet ist. HESELHAUS (24) erwähnt, daß die schon von älteren Untersuchern bei Käferdrüsen gesehene Grenzmembran der Binnenkapsel gerade bei *Apiden* sehr wenig ausgesprochen erscheint. Auch bei andern Drüsen hat man wohl nirgends eine so wunderbar deutliche Binnenkapsel gefunden, wie bei *Dytiscus*. Ja, in manchen Fällen fehlt eine solche Bildung

überhaupt; es sei nur an die Häutungsdrüsen etwa der *Lepidopteren* erinnert, wie sie SCHULZE (43 c) beschrieben hat. Die Bildung der Binnenblase bei *Dytiscus* stellt anscheinend einen ganz besonderen Typ dar. Hier bei *Apis* liegen die Verhältnisse wesentlich einfacher.

Der mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN tief dunkel gefärbte Ring um das Lumen des Kanals herum ist das dort angesammelte Secret. In verschiedenen Drüsenzellen ein und desselben alten Tieres finden wir um den Ausführungsgang herum verschieden viel Secret abgelagert. Bald ist es ganz wenig, so daß das Innere der Binnenblase als breiter,

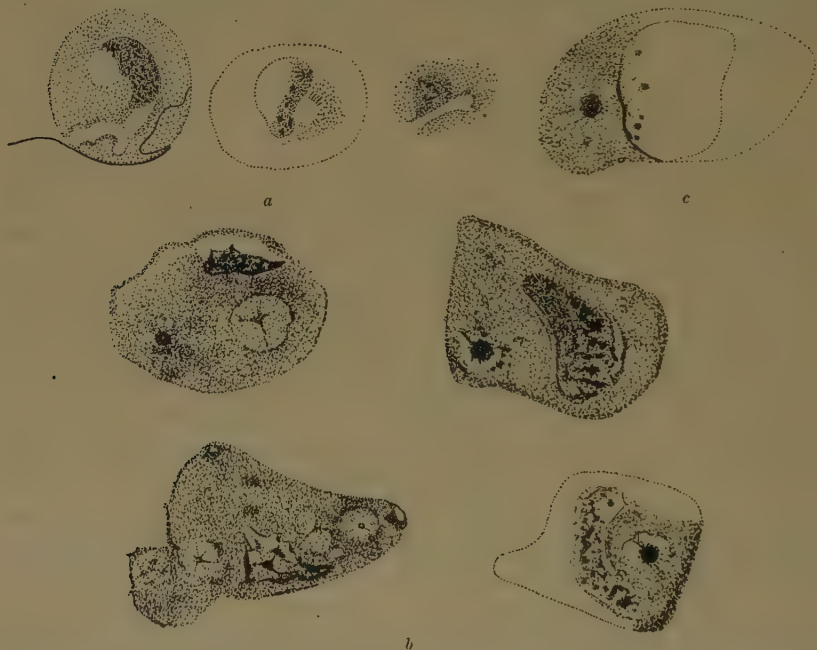


Abb. 18. *Apis mell.*, Arbeiterin, Bilder einzelner Drüsenzellen, a) mit Methylenblau vital gefärbte Drüsenzellen, b) Schnittbilder durch Drüsenzellen eines alten Tieres. (Eisenhämatoxylin) c) wie b, aber eben geschlüpftes Tier.

heller, von radiären Strahlen durchgezogener Hof erscheint. Bald ist es sehr viel, so daß fast das ganze Innere der Kapsel schwarz gefärbt erscheint. Dann bleibt nur ein ganz schmaler Hof heller rings um das Secret übrig. Sogar in ein und derselben Drüsenzelle sah ich an verschiedenen Kanälchenquerschnitten verschieden viel Secret abgelagert.

Die Zuwanderung des im Plasma gebildeten Secrets zur Binnenblase ist an solchen Schnitten zu erkennen. Manche von den radiären Strahlen sind stärker dunkel gefärbt, das Secret gleitet an ihnen entlang. In dem Plasma der nächsten Umgebung treten manchmal reihenweise

hintereinander dunkle Sekretkörnchen auf, in ganz ähnlicher Weise wie CASPER es für die Prothoraxdrüsen von *Dytiscus* angibt, wenn auch nicht so deutlich.

Aus dem Auftreten mehrerer Querschnitte in einer Zelle folgt, daß das Kanälchen weit hin, oft in Schleifenform die Zelle durchzieht. Das, was schon in vital gefärbten Drüsenzellen wahrscheinlich erschien, wird so zur Gewißheit. Man findet daher gar nicht selten auf demselben Zellschnitt einen Längs- und Querschnitt des Kanälchens. Längsschnitte zeigen nun, daß das Kanälchen in seiner ganzen Länge innerhalb der Zelle Secret aufnimmt. Wir haben nicht die scharf begrenzte nur das letzte Ende des Kanälchens umschließende Binnenblase, wie sie bei vielen Drüsen von *Dytiscus* vorkommt. Demnach ist die Beobachtung von MC. INDOO falsch, der eine eiförmige Ampulle angibt, die nur das Ende des Kanälchens umkleidet.

Beobachtung am überlebenden wie an fixierten Drüsenzellen zeigt, daß der Zellkern durchweg eine abgerundete oder ovale bläschenförmige Gestalt hat. Immerhin ist diese Form nicht konstant, sondern manchmal ist der Kern auch glatt oder wurstförmig gebogen. Schon an vital gefärbten oder wohl eben absterbenden Zellen sind im Kern deutlich die meist regelmäßig verteilten Chromatinschollen zu erkennen (Abb. 18a). Schnitte zeigen auch das feine Netz, auf dem diese Schollen aufgereiht sind. Sie liegen meistens ziemlich dicht. Ein auffallendes Zusammenballen solcher Schollen habe ich nirgends gesehen.

Sehr oft ist eine Beziehung zwischen dem Kern und der Binnenblase zu erkennen. Durch die Schleifen, die das Kanälchen in der Zelle beschreibt wird der Kern manchmal eingeschnürt. Das Kanälchen nähert sich so dem Zellkern. Aber auch dieser scheint sich aktiv dem Kanälchen zuzuneigen. Bisweilen legt sich der Kern wie eine Wurst bogenförmig der Binnenblase an (Abb. 18 b), oder er entsendet Ausläufer, so daß er auf der der Binnenblase zugewandten Seite gezackt erscheint. Ich meine, dies sogar im Leben gesehen zu haben (Abb. 18 a). Wenn auf einem Schnitt die Binnenblase zweimal getroffen ist, sieht man manchmal, wie der Kern so deformiert ist, daß er beiden Seiten gerecht werden kann. In solchen Fällen hat es oft den Anschein, als ob die Kernwand an dem ausgezackten Ende schwächer ausgebildet ist. Eine Ausstoßung von Chromatin habe ich nicht beobachtet.

Um festzustellen, welche Gestalt und Funktion die Binnenblase hat, und in welcher Weise die Sekretproduktion von dem Leben des Tieres abhängt, wurden verschiedene Individuen in den verschiedensten Altersstadien und bei verschieden starker Inanspruchnahme der Duftdrüsen untersucht. Der schon mitgeteilte Befund stammt von einer im Januar fixierten Biene, diese ist also verhältnismäßig alt. Bei einem

Tier, das gerade im Begriff ist, aus der Zelle auszuschlüpfen (Abb. 18 c), liegen die Verhältnisse in mancher Weise anders. Das Röhrchen erscheint auf einem günstigen Querschnitt als feiner schwarzer Ring mit hellem Lumen. Es ist umgeben von einer dünnen, dunkel gefärbten Schicht, dem Secret. Auf diese folgt meist ein Plasma, das sich von dem übrigen Zellplasma kaum unterscheidet. Nur selten ist es etwas grobmaschiger und zeigt dann eine schwache Andeutung einer radiären Strahlung. Das wichtigste ist wohl, daß der bei dem alten Tier deutliche helle Hof, der verschieden stark mit Secret angefüllt sein kann, hier noch fehlt. Eine Secretbildung hat schon eingesetzt, ist aber noch sehr schwach.

Wie ist das Bild bei Tieren, die nachweislich das Duftorgan stark gebraucht haben? Um solche Tiere zu erhalten, wurden gezeichnete Bienen reichlich mit Zuckerwasser gefüttert. Beim Zurückkehren zum Zuckerwasserschälchen sterzeln sie fast regelmäßig, um neue Sammler anzulocken (FRISCH 18 b). Wenn so acht bis zehnmal hintereinander das Duftorgan gebraucht war, wurden die Bienen fixiert. Um weiterhin zu sehen, ob Drüsensecret gespeichert wird, wurde solchen bezeichneten Bienen gleich zu Beginn des Eintragens von Zuckerwasser mit einer konzentrierten alkoholischen Schellacklösung das Duftorgan verklebt. Bei Schlüssen aus den Präparaten von solchen Tieren muß man aber insofern vorsichtig sein, als nicht jede Biene Neigung zum Sterzeln hat; es ist vielmehr wie schon FRISCH erwähnt, auffallend, daß einzelne Individuen bei den gleichen Futterverhältnissen stets, andere wenig oder gar nicht sterzeln. Aber man kann sehen, daß Tiere mit verklebtem Duftorgan alle Sterzelbewegungen ausführen, also sicher Duftstoff abscheiden, jedoch verhindert sind, ihn verdunsten zu lassen.

Außerdem wurden an Blumen sammelnde Bienen fixiert und untersucht; ebenso Bienen zu verschiedenen Zeiten der Winterruhe.

Das Ergebnis der Untersuchung des Zellbildes ist folgendes: Auf keinem Stadium finden wir eine ausgesprochene Secretspeicherung innerhalb der Zellen. Bei allen Individuen sind in ein und demselben Duftorgan Zellen mit vielem Secret und solche mit sehr wenig Secret zu finden. Wenn das Duftorgan stark gebraucht ist, mag die Verdunstung des Secretes verhindert sein oder nicht, ist der Secrethof in beiden Fällen meist gleich groß. Nur zwischen Tieren aus der Winterruhe und zwischen Sommertieren ist ein Unterschied vorhanden. Erstere haben durchweg weniger Secret als letztere; sie haben ferner fast stets um den feinen Secretring einen hellen Hof, der den letzteren meist fehlt. Beachten wir nun noch, daß bei jungen Tieren zwar meist schon etwas Secret gebildet ist, aber ein heller Hof fast stets fehlt, so dürfte sich für die Bedeutung der sogenannten Ampulle ergeben, daß sie gewissermaßen ein Apparat zum Austreiben des Secrets aus der Zelle in das Röhrchen

hinein vorstellt. Der Vorgang wäre so, daß die Wand der Ampulle oder das Plasma in der Umgebung contractil ist, daß durch seine Contraction das Secret aus der Ampulle in das Ausführungsröhrchen getrieben wird. Dieselbe Ansicht ist schon von SCHULZE (43 c) bei Gelegenheit der Versondrüsen von *Lepidopteren* ausgesprochen worden. Die jungen, eben ausgeschlüpften Bienen gebrauchen höchstwahrscheinlich bei ihrem Stockleben noch nicht das Duftorgan. Sie speichern lediglich erst den Duftstoff auf. Bis zum ersten Ausflug wird sich dann der Apparat zum Austreiben des Duftsecrets gebildet haben, das nun, wie wir später sehen werden, während des weiteren Lebens häufiger gebraucht wird. Die Bienen aber, die in die Winterruhe gehen, kommen in eine Zeit, in der das Duftorgan kaum in Anspruch genommen werden dürfte. Der Expulsionsapparat ist zwar vorhanden, aber nicht vollkommen mit Secret ausgefüllt, d. h. das Plasma ist nicht kontrahiert, übt also auch keinen Druck auf das Secret aus. Trotzdem aber sind auch Winterbienen sofort imstande zu sterzeln, wie man sich leicht überzeugen kann.

Das um das Röhrchen angesammelte Secret läßt sich mit Eosin rot, mit Pikrinsäure gelb färben, ist also acidophil. Bei anderen Insektendrüsen ist ähnliches festgestellt worden, z. B. bei Versondrüsen. Es gilt durchgehends, daß das reife Secret acidophil, das sich erst bildende Secret aber basophil ist, vgl. z. B. SELIŠKAR (44). Bei der Biene läßt sich nun das Gleiche feststellen. Gewöhnlich hat das Plasma um den Kern herum sowohl als um den Secrethof herum bei Hämatoxylinfärbung eine bläuliche Farbe. Und auf manchen Schnitten sieht man um den Kern herum eine deutliche Ansammlung stark blaugefärbter Körnchen; anscheinend handelt es sich um neugebildete Secretkörnchen, die also hier auch basophil sind. Solche Zellen findet man vereinzelt zwischen anderen, die nicht diese Färbung zeigen. Die Drüsenzellen stehen demnach nicht alle auf der gleichen Secretionsphase, was wir auch schon aus der verschiedenen Menge des Secrets um das Röhrchen herum schließen können. Das ist auch biologisch verständlich; denn nur so ist das Duftorgan stets bereit, Duftstoff abzuscheiden, wie es für den Gebrauch während einer längeren Zeit notwendig ist.

Ein Atrophieren der Drüsenzellen, wie es SELIŠKAR (44) bei *Troglophilus* festgestellt hat, findet nicht statt. Jede Drüsenzelle hat anscheinend mehrere Secretionsphasen und vermag bis zum Tode der Biene tätig zu sein. Es mag hier zugleich erwähnt sein, wenn auch die Ontogenie des Duftorgans später genauer mitgeteilt werden soll, daß eine Entstehung der Bienenblase aus ausgewanderten Nucleolen, wie SELIŠKAR für *Troglophilus* angibt, nicht beobachtet worden ist.

3. Die Eignung des Organs zum Duftorgan.

Wir kennen nun die einzelnen Teile, die in ihrer Gesamtheit erst das einheitliche Organ bilden; um zu verstehen wie die einzelnen Teile zusammenpassen, welches ihre Teilfunktion in dem ganzen Organ ist, wollen wir versuchen, den Bau eines typischen Duftorgans zu konstruieren. Was für Bestandteile gehören zu einem wirkungsvollen Duftorgan?

Nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse von Duftorganen bei Insekten können wir wohl mit recht folgendes sagen: Vorbedingung für das Entstehen eines Duftorgans ist das Vorhandensein von Zellen drüsiger Natur. Dies können Hypodermiszellen sein, die einen Funktionswechsel durchgemacht haben, wie zum Beispiel bei den Duftschuppen der Schmetterlinge. Hier sondert die Zelle, die zuvor die Duftschuppe gebildet hat, das duftende Secret aus. In den meisten Fällen aber wird das Secret von echten Drüsenzellen geliefert. Als die phylogenetisch ältesten sind die einzelligen Drüsen anzusehen, zuerst ohne einen wohlausgebildeten Ausführungsgang, sondern mit weiter Mündung. Aus ihnen wird sich dann allmählich der Typ der Ampullen-drüsenzellen gebildet haben. Aber die Bildung dieses Drüsenzelltyps zeigt schon ein Prinzip, das alle Drüsenzellen beherrscht, das Prinzip der Stoffspeicherung. In dieser Beziehung unterscheiden sich Duftorgan-drüsenzellen durchaus nicht von irgendwelchen anderen Drüsenzellen. Dies Prinzip tritt weiterhin nicht nur im Bau der einzelnen Zellen hervor, sondern auch im Bau eines ganzen Drüsenzellkomplexes. Es trifft sich da mit einem zweiten, bei der Drüsenbildung allgemein gültigen Prinzip, dem der Konzentration. Der Organismus hat das Bestreben, zur stärkeren Wirksamkeit viele Drüsenzellen auf einen Punkt zu konzentrieren. Dann ist zugleich auch eine ausgedehntere Secretspeicherung möglich, indem auch die Umgebung der Drüsenzellen, insbesondere der Mündungen dementsprechend umgebildet wird.

Neben diesen beiden Prinzipien finden wir nun speziell bei der Ausbildung von Duftorganen noch ein drittes: das Prinzip, eine Fläche mit leichter Verdunstungsmöglichkeit zu schaffen. Daß dies vorhanden sein muß, ergibt sich schon aus der Natur des Secretes als Duftstoff. Der produzierte Stoff wird umso wirksamer sein, je besser der anheftende Duft der umgebenden Luft mitgeteilt werden, d. h. je schneller der Stoff verdunsten kann. Also wird das Secret möglichst auf eine Fläche ergossen, deren Oberfläche auf irgendeine Art und Weise günstigste Verdunstungsmöglichkeiten bietet. In den meisten Fällen wird dies durch Vergrößerung der verdunstenden Oberfläche erreicht. Wir werden aber sehen, daß es auch andere Möglichkeiten gibt.

Um einige Beispiele zu erwähnen, sei hier etwa auf die Duftschuppen der Schmetterlinge verwiesen. Diese sind selten glatt, sondern meist mit Längs-

oder auch Querriefen versehen, zwischen denen das Secret austritt oder auf die es von der Spitze oder Basis der Schuppe her ergossen wird. Bei *Hepialus hecta* wird außerdem durch das Aufrichten der Dufthaare die Oberfläche vergrößert. Bei manchen anderen Schmetterlingen, z. B. bei Sphingiden, treten Haarbüschel auf, ebenso bei manchen Käfern, z. B. *Lacon murinus*, *Dermestes* u. a. Etwas komplizierter ist der Verdunstungsapparat der Stinkdrüsen von *Periplaneta orientalis* (ÖTTINGER 37). Neuerdings ist ein Musterbeispiel für die Verdunstungseinrichtung einer Drüse in der Nackengabel der Papilionidenraupen gefunden worden (P. SCHULZE 43a, WEGENER 53). Es handelt sich hier in erster Linie zwar nicht um ein Duftorgan, sondern um die Verdunstung von giftigen aromatischen Stoffen, die von den Raupen mit der Nahrung aufgenommen, von einer Drüse wieder ausgeschieden und durch Verdunstung aus dem Körper entfernt werden. Je giftiger nun die Futterpflanze ist, desto komplizierter ist die Nackengabel ausgebildet, desto mehr vor allem ihre verdunstende Oberfläche vergrößert.

Eine weitere Betrachtung zeigt, daß die drei genannten Prinzipien — Secretspeicherung, Konzentration, leichte Verdunstung — in ihrer Gesamtheit einen allgemeineren Prinzip dienen, dem ökonomischen Prinzip des größten Nutzeffektes, verbunden mit der größten Sparsamkeit. Nur in der Durchführung besonders des Prinzips der Speicherung und Konzentration konnte eine große Verschwendung von Secret verhindert werden, konnte das Organ so gebaut werden, daß es nur nach Bedarf in Funktion tritt. Die Sparsamkeit, die Regelung von Gebrauch und Nichtgebrauch ist letzten Endes maßgebend für die vortreffliche Ausbildung eines Duftorgans.

Man darf sich nun nicht vorstellen, daß diese angeführten drei Prinzipien folgerichtig hintereinander in der Natur angewandt werden. Wir finden sie vielmehr in mannigfacher Weise miteinander vereinigt und verquickt vor. Oft auch so, daß mehr das eine über das andere überwiegt. Oft ist auch eine ausgesprochene Fortentwicklung zu bemerken, durchaus aber nicht so, daß die am höchsten entwickelten Insekten auch die höchstentwickelten Duftorgane aufzuweisen haben. Die Vorgänge sind viel komplizierter. Es kann in einer Gruppe eine Neubildung eingesetzt haben, ein Funktionswechsel vorkommen. Nicht zu vergessen sind auch die Bauvarianten; dasselbe Ziel kann auch auf verschiedene Weise erreicht werden.

Versuchen wir nun das Vorhandensein dieser Entwicklungsprinzipien in dem Bau des Duftorgans von *Apis mellifica* zu erkennen.

Wir haben gesehen, daß in auffallender Weise eine Konzentration der Drüsenmündungen auf ein bestimmtes Feld des siebenten Abdominaltergits stattgefunden hat. Die Mündungen liegen alle auf einem schmalen Streifen kurz vor der bogenförmigen Falte. Wir erkannten dies Bestreben, die Mündungen zusammenzulegen, besonders bei vergleichender Betrachtung der vorangehenden Tergite. Wir erkennen aber auch, daß die letzten Möglichkeiten der Konzentration durchaus noch nicht erreicht sind. Denn scheinbar ist in dem besonderen Anbau des Mündungschitins der Anfang einer weiteren Zusammenfassung mehrerer Röhrchen zu einer Einheit angebahnt. Auf Schnitten, besonders durch Exemplare jüngerer Entwicklungsstadien finden wir

häufig neben den einzeln verlaufenden Mündungsröhren einen Komplex von dicht nebeneinander parallel dahin laufenden Röhrenchen. In welcher Richtung etwa die Entwicklung hätte weitergehen können, zeigen uns die von KOSCHEWNIKOW (32, a, b) an der quadratischen Platte entdeckten Drüsen bei *Apis mellifica* und anderen Apiden. Wie dem auch sei, auf jeden Fall steht mit der Ausbildung des Mündungsfeldes die Ausbildung der weiteren Organeinheiten in Korrelation.

Ein Schnitt zeigt, in welcher Weise die Secretspeicherung möglich ist. Das in Ruhe befindliche Organ ist vollkommen von dem hinteren Teil des sechsten Tergits überdeckt. Es wird so ein rinnenartiger Kanal gebildet. Der Boden der Rinne ist vom Vorderteil des siebenten Tergits, die Decke von einem Teil der Intersegmentalhaut gebildet. Schon so wäre eine Art Speicherraum für das Secret vorhanden. Dieser ist aber noch weit geräumiger geworden durch das Auftreten der bogenförmigen Falte (Abb. 12 a). Seine Ausdehnung quer über das Abdomen fällt zusammen mit der Ausdehnung dieser Falte, die ja median seitlich von den Vorderrandzapfen austreicht. Seine sonstige Gestalt erkennen wir im Längsschnitt. Der dorsiventrale Durchmesser beträgt 0,1 mm, der longitudinale 0,22 mm (von der Bogenfalte bis zur vorderen Begrenzung durch die Intersegmentalhaut). Ein Raum für die Secretspeicherung ist also vorhanden. Wird nun auch tatsächlich Secret gespeichert? Ich untersuchte im Herbst 1923, wohl im September, eine Biene, die am Vortage durch den Druck einer Pinzette fast getötet war. Sie lebte am Untersuchungstage nur noch schwach. Das Duftorgan hatte etwa 10 Minuten in einer Lösung von neun Teilen Methylenblau 1 : 100, einen Teil Osmiumsäure 1%ig, 0,2 Teilen acid. acet. gelegen. Beim Auseinanderziehen der Segmente fiel an der Bogenfalte eine granuliert Masse auf, die ich mit der Nadel fortnahm und die ganz intensiv den spezifischen Duft des Duftorgans ausströmen ließ. Es handelte sich also sicher um Secret, wohl nicht im ursprünglichen, sondern im geronnenen Zustand. Der Brocken zeigte unter dem Mikroskop feinkörnige Struktur, mit vereinzelt eingestreuten gröberen Körnchen. Das geronnene Secret bedeckte nach der medianen zu auch weiterhin die Bogenfalte und fand sich auch auf den Falten der Intersegmentalhaut, die das Dach des Speicherraumes bildet. Es scheint sich in Äther und hochprozentigem Alkohol allmählich zu lösen. Solche Secretballen habe ich weiterhin nur ganz selten wieder gefunden. Immerhin erkennen wir, daß eine Ansammlung von Secret in dem beschriebenen Raum unter Umständen stattfindet.

Übrigens ist auch auf Schnitten durch ein nicht ausgestülptes Duftorgan in dem betreffenden Raum oft eine leicht rot gefärbte Masse sichtbar; eine bestimmte Struktur ist nicht vorhanden. Bei Schnitten durch ein ausgestülptes Duftorgan fehlt diese Substanz. Daß wir es

hier mit Secret zu tun haben, wird zur Gewißheit bei Betrachtung der Fälle, in denen der Biene das Duftorgan mit Schellack verklebt war (s. o.). In diesem Falle findet sich in dem Speicherraum stets eine größere Menge von Secret als es sonst der Fall ist. Wir erkennen so, daß in der Tat der beschriebene Raum zur Secretspeicherung benutzt werden kann.

Um weiterhin zu verstehen, wie das Secret der Luft dargeboten wird, also leicht verdunsten kann, ist es nötig, das Duftorgan in ausgestülptem Zustand zu betrachten.

Es wurde eingangs schon erwähnt, daß der Imker dies Ausstrecken des Duftorgans „Sterzeln“ nennt. Das Wort dürfte seine Erklärung darin finden, daß die Biene mit ihrem Sterz, d. i. mit ihrem Hinterleibsende besondere Bewegungen vollführt, oder doch eine besondere Stellung annimmt. In der Tat hat die sterzelnde Biene eine ganz charakteristische Haltung. v. BUTTEL-REEPEN (9a) bezeichnet sie schon 1900 als ein „eigentümliches Aufbiegen des Hinter-



Abb. 19. *Apis mell.*, Arbeiterin, a) in normaler, b) in Sterzelstellung.

leibs mit gleichzeitigem langsamerem Schwirren der Flügel“. Er kennt die Ausführungen SLADENS, erkennt sie auch in beschränkter Weise an, will aber noch 1915 (9c) das Hauptgewicht auf dem durch das Flügelschlagen erzeugten „Sterzelton“ gelegt wissen. Durch die Arbeit von v. FRISCH (18b) ist nun sicher nachgewiesen, daß das Wesentliche beim Sterzeln nicht der Ton, sondern die Produktion des Duftes ist, der ein wichtiges Orientierungsmittel für die Bienen geworden ist. Es wurde nun auch beobachtet, daß das Duftorgan oft schon im Flug ausgestreckt wird, wenn z. B. die Biene über einer Futterquelle hin und her fliegt und dabei die Luft darüber mit dem Duft schwängert. In einem solchen Fall ist sicher kein besonderer Sterzelton vorhanden, und doch muß man auch dies Ausstrecken des Organs im Flug ein Sterzeln nennen.

Beim Sterzeln wird das Abdomen aufwärts gebogen. Dies kommt einerseits dadurch zustande, daß die Längsachse des ganzen Körpers nicht wie gewöhnlich parallel zum Boden liegt, sondern in einem Winkel dazu steht, so daß der Kopf dem Boden näher ist als das Abdomen (Abb. 19 a, b). Schon so ist dies höher gehoben als sonst. Ganz typisch ist hierbei auch die Beinsetzung. Während das vordere Beinpaar breit

seitwärts gestellt ist, so daß der Thorax dem Boden nähern kann, ist das hinterste Paar dicht unter das Abdomen gezogen. Die Schenkel, deren distale Enden gewöhnlich so seitwärts gewandt sind, daß der Körper wie auf einer Gabel ruht, sind einander genähert und unter das Abdomen gedrückt; zugleich werden die Tarsen häufig dicht nebeneinander auf dem Boden aufgesetzt, auch wohl noch etwas weiter nach vorn gezogen.

Es kommt nun noch hinzu, daß die Muskulatur des Abdomens, die die Tergite ineinander bewegt, kontrahiert ist. So wird die sonst leicht gewölbte Rückenlinie gerade gestreckt, kann in extremen Fällen wohl sogar konkav werden. So wird das Abdomenende noch höher gehoben als es allein durch die schräge Lage der Körperlängsachse der Fall ist. (Es kommen natürlich viele Abweichungen von dieser typischen Sterzelhaltung vor; wir finden alle Übergänge von der normalen Körperhaltung zur Sterzelstellung.)

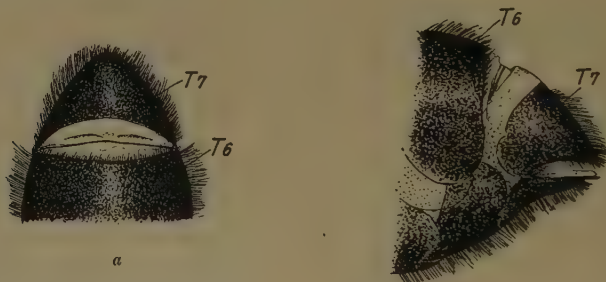


Abb. 20. *Apis mell.*, Arbeiterin, ausgestülptes Duftorgan, a) in Aufsicht und Seitenansicht b).

Nun wird das siebente Tergit für sich abwärts bewegt. Es kommt dann das sonst vom hinteren Ende des sechsten Tergits bedeckte unpigmentierte und unskulpturierte vordere Ende desselben zum Vorschein (Abb. 20 a, b). Diese Bewegung ist nicht ein einfaches Herausziehen des siebenten Abdominalringes aus dem sechsten, sondern wie gesagt nur eine Bewegung des siebenten Tergits. Dies dreht sich um eine Achse, die wir uns als Verbindungslinie der beiden Punkte von Tergit 7 denken können, die etwas auswärts von der Mitte der Seitenteile der Stigmenfalte liegen. Der mediane Teil von Tergit 7 wird also weiter vom Hinterrande des vorangehenden Tergits entfernt, als die Seitenteile. Daher erscheint in der Aufsicht der weiße unpigmentierte Streif linsenförmig; in der Seitenansicht erhält die Rückenlinie an dieser Stelle einen Knick, sie biegt mehr oder weniger scharf nach unten um.

Schon bei einer genauen Oberflächenansicht, besser an einer Seitenansicht, am besten an einem Schnitt durch das ausgestreckte Duftorgan

können wir erkennen, welche Lage zueinander jetzt die einzelnen Teile einnehmen (Abb. 21). Bei dem in Ruhe befindlichen Duftorgan ist die Intersegmentalhaut gewöhnlich in eine lange, nach hinten gerichtete Falte gelegt (Abb. 12). Diese Falte ist so lang, daß sie fast bis an die Stigmenfalte reicht und bei etwas abwärts gebogenem siebenten Tergit in Aufsicht sichtbar wird. Wird das Organ weiter ausgestreckt, so wird der auf dem unpigmentierten Feld liegende, also mit den Längsfalten versehene Teil der Intersegmentalhaut allmählich abgerollt. Abb. 21 *a* zeigt das Stadium, indem die Abrollung gerade bis zur Bogenfalte fortgeschritten ist. Auf einem weiteren, dem extremsten Stadium wird nun auch noch die Decke des Speicherraums übergefaltet (Abb. 21 *b*). Die Falte im unpigmentierten Tergitabschnitt ist ein Kunstprodukt. Die Situation ist dann folgende: einerseits ist der Secretspeicherraum geöffnet, das vorhandene Secret und ebenso das immer neugebildete ergießt sich nach abwärts auf dem glatten, unpigmentierten Teil des siebenten Tergits und wird hier wie auf einem Präsentierteller der Verdunstung preisgegeben. Ferner sehen wir auf dem Schnitt durch

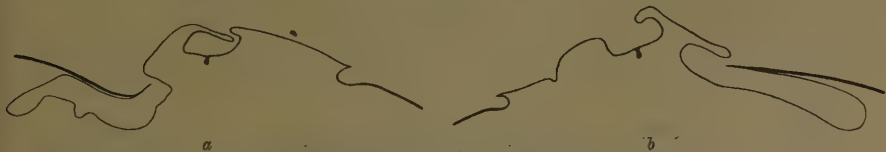


Abb. 21. *Apis mell.*, Arbeiterin, Schnitte durch das ausgestülpte Duftorgan, bei *a*) noch nicht vollständig, bei *b*) vollständig ausgestülpt.

das am weitesten ausgestülpte Duftorgan, daß der mit Längsfalten versehene Teil der Intersegmentalhaut ebenfalls in auffallender Weise der Außenluft ausgesetzt ist. Die Intersegmentalhaut ist hier in einer breiten Falte nach außen vorgestülpt. Auf diese Weise kann das zwischen den Längsfalten haftende Secret leicht verdunsten.

Gerade die Ausbildung einer solchen vollkommen glatten Fläche auf Tergit 7 erscheint anfangs paradox. Die Erfahrung bei Untersuchung von Duftorganen anderer Insekten hat gezeigt, daß ganz glatte Flächen gern vermieden werden, wenn nicht etwa eine sehr große glatte Fläche dargeboten werden kann. Wir finden hier bei *Apis mellifica* als Hauptverdunstungsfläche geradezu eine solche mit kleinst-möglicher Oberfläche. Denn um die Hauptverdunstungsfläche handelt es sich bei diesem Tergitteil sicherlich. Er liegt unterhalb der Drüsenmündungen. Das Secret muß geradewegs auf ihn hinauffließen. Warum sollte er auch sonst so ganz anders ausgebildet sein. Der Faltenteil der Intersegmentalhaut dagegen kann nur dem vom Überdecken des Speicherraums her an ihm haftenden Teil des Secrets Verdunstungsmöglichkeit geben.

Wodurch wird nun dieser Nachteil einer kleinen Verdunstungsfläche wettgemacht? Erwähnt war schon, daß das Secret hier wie auf einem Präsentierteller dargeboten wird. Nicht unwichtig ist möglicherweise auch die Konsistenz des Secrets. Ein dickflüssiges Secret verdunstet schwerer als ein dünnflüssiges. Ersteres gebraucht eine möglichst große Oberfläche, um überhaupt verdunsten zu können, während letzteres unter sonst gleichen Bedingungen schon auf einer kleineren Oberfläche verdunsten kann. Es ist denkbar, daß wir bei *Apis* nach dem Bau der verdunstenden Oberfläche zu schließen, ein leicht flüssiges und sich leicht verflüchtigendes Secret haben. Viel wesentlicher ist aber, daß die Luft nicht stille steht über dem Duftorgan. Dies ist im Flug ohne weiteres verständlich. Beim Sterzeln im Sitzen aber wird dies einmal dadurch erreicht, daß das Ende des Abdomens leicht hin und her bewegt wird, vor allem aber durch das Schlagen der Flügel. Hierdurch wird ein Luftstrom erzeugt, der noch in einer Entfernung von einigen Zentimetern von unserer Haut deutlich wahrgenommen werden kann. Die Biene schleudert so eine ganze Duftwelle hinter sich in die Luft.

So werden zwei Fliegen mit einer Klappe geschlagen: durch stetige Erneuerung der Luft wird die Verdunstung vermehrt; zugleich wird der Duft verbreitet.

Ganz etwas ähnliches wird bei *Hepialis hecta* durch das pendelnde Auf- und Abschweben im Flug erreicht. Es besteht aber ein wesentlicher Unterschied in der Art, wie bei beiden Insekten der Duft verbreitet wird. Bei *Hepialus hecta* wird die Luft um das pendelnde Männchen diffus mit dem Duftstoff geschwängert. Die sterzelnde Biene aber vermag dem Duft durch die Haltung des Abdomens und den Flügelschlag eine bestimmte Verbreitungsrichtung zu geben.

Es erscheint uns nun auch verständlich, wie zwei entgegengesetzt gerichtete Bauprinzipien — Oberflächenvergrößerung der Intersegmentalhaut, Oberflächenverkleinerung des vorderen Tergitteils — trotzdem gleichsinnig wirken können.

4. Der Ausstülpungsmechanismus.

Wir wissen, wie die einzelnen Teile des Bienenkörpers zueinander liegen, wenn das Duftorgan ausgestülpt ist. Nächste Aufgabe ist nun, festzustellen, wie der Ausstülpungsvorgang vor sich geht, welche Teile des Körpers die wirksamen Kräfte liefern.

Wo wir bei anderen Insektenarten Duftorgane kennen, die in ähnlicher Weise wie bei *Apis* zum Gebrauch hervorgestülpt werden müssen, kommt unmittelbar meistens die Leibeshöhlenflüssigkeit in Frage, die in die betreffenden Organe hineingepreßt wird. Diese müssen dann in Richtung des geringsten Widerstandes, d. i. nach außen ausweichen. Mittelbar aber sind bei diesem Vorgange die Muskeln des Insektenkörpers tätig; denn durch deren Contraction muß erst der Druck auf die Leibeshöhlenflüssigkeit hervorgebracht werden.

Die Contraction der Muskel kann in solchen Fällen auch nicht ungeordnet erfolgen, sondern muß in einer ganz bestimmten Anordnung vor sich gehen, damit die Blutflüssigkeit in bestimmte Richtung gepreßt wird. Bei der Re-traction derartiger kompliziert gebauter Duftorgane wird einerseits schon das Erschlaffen der angespannten Muskulatur, damit das Aufhören des Druckes auf das Blut tätig sein. Aber als weiteres Hilfsmittel finden wir sehr oft besondere Muskeln, die durch ihre Contraction das ausgestülpte Organ vollends in Ruhelage bringen. Wir erkennen also als hervorragend tätig beim Ausstülpungsmechanismus komplizierter Duftorgane die Körpermuskulatur, mit ihr verbunden die Leibeshöhlenflüssigkeit. Letzterer ist bald eine größere, bald eine geringere Bedeutung zuzuschreiben. In starker Weise etwa ist sie bei dem Duftorgan der Psychodiden (FEUERBORN 15) in Anspruch genommen.

Schon aus der für *Apis mellifica* beschriebenen Haltung beim Ausstülpfen des Organs können wir einige Schlüsse ziehen, welche Organe als bewegungsliefernd vor allem in Betracht kommen. Wir sahen, es handelt sich um eine Bewegung des letzten siebenten Hinterleibsringes gegen den vorletzten. Insbesondere ist das siebente Tergit gegen das sechste um die beschriebene Achse gedreht. Diese Bewegung ist nur durch Muskelarbeit möglich. An und für sich schon geschieht jede Bewegung der Körpersegmente gegeneinander, wenigstens in einer Richtung durch Muskelarbeit. Als mehr oder weniger geringe Kraft kommt noch die Elastizität der Intersegmentalhäute hinzu. Auch die Leibeshöhlenflüssigkeit kann in diesem Falle nur eine geringe Bedeutung haben. Denn es ist nicht einzusehen, wie die Druckrichtung zustande kommen sollte. Der von vorn nach hinten anzunehmende Druck würde doch wohl in erster Linie auf die durch dünne Häute mit dem letzten, siebenten Ring verbundenen Stachelteile in irgendeiner Weise wirken. Überhaupt müßten dann Tergit und Sternit in gleicher Weise beeinflußt werden, wenn nicht letzteres durch die Muskeln besonders fixiert würde. Das ist ja allerdings möglich. Aber fixiert müßten dann auch die beiden Angelpunkte sein, um die sich das siebente Tergit dreht. Das wäre anderseits nur durch Muskeln möglich, da eine Verkürzung der Intersegmentalhäute an dieser Stelle fehlt.

Sicher ist die Muskulatur der Tergite in Anspruch genommen, da der Rücken der Biene wie erwähnt nicht die gewöhnliche Bogenlinie, sondern eine mehr gerade Linie zeigt. Also müssen die die Tergite verbindenden Muskeln angezogen sein. Es ist sehr leicht denkbar, daß so ein Druck auf die Blutflüssigkeit zustande kommt, daß also auch diese irgendeine Bedeutung hat. Und in der Tat sehen wir auf Schnitten durch das ausgestülpte Organ, daß in die hervorgestülpte Falte der Intersegmentalhaut Leibeshöhlenflüssigkeit eingedrungen ist. Aber aus den erwähnten Gründen halten wir die Muskulatur der letzten Körperlinge für die am stärksten wirksamen Faktoren, wir werden deshalb auf die Muskulatur des Bienenabdomens einzugehen haben.

Wir möchten nun nicht nur die Muskulatur des sechsten und siebenten

Hinterleibsringes beschreiben, sondern damit wir die Muskelanordnung hier verstehen, soll die Muskulatur weniger abgeänderter, vorderer Körperringe in die Betrachtung mit hineingezogen werden. Wir können dann beim Vergleich erkennen, in welcher Weise etwa die Muskulatur des siebenten Hinterleibsringes abgeändert ist, einerseits weil hier der letzte Körperring ist, andererseits weil hier das Duftorgan liegt.

Einen Anhalt bei unseren Untersuchungen gaben uns die Angaben von CARLET (11), an denen jedoch die Kürze und der Mangel an Abbildungen enttäuschte. Eine andere genauere Mitteilung über die Muskulatur des Bienenabdomens war nicht zu finden. Ganz gute Dienste tat eine Arbeit von JANET (26) über die Muskulatur von *Myrmica rubra*, in der auch Abbildungen nicht fehlen, die sich gut zu Vergleichszwecken eignen.

Man kann, wie CARLET es tut, drei Gruppen von Muskeln unterscheiden:

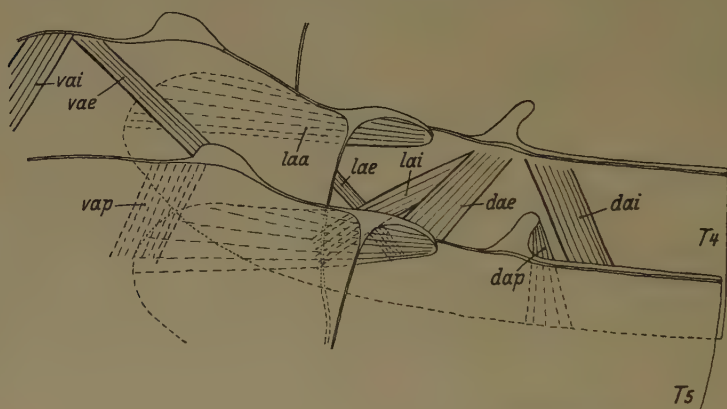


Abb. 22. *Apis mell.*, Arbeiterin, Tergit 4 und 5 Muskelanordnung.

1. dorsale Muskeln, verbinden die Tergite untereinander,
 2. ventrale Muskeln verbinden die Sternite untereinander,
 3. laterale Muskeln verbinden Tergite und Sternite miteinander.
- Jede Gruppe umfaßt drei Muskelpaare (Abb. 22).

I. Gruppe: dorsale Muskeln.

1. dai, Musculus dorsalis abdominalis internus (CARLET: Musc. dors. int.).

Ein starker Muskel parallel gebildet; zieht vom Vorderrand eines Tergites, medianwärts vom Vorderrandzapfen kurz distal von der Vorderrandleiste beginnend, schräg medianwärts zur Vorderrandleiste des nächstfolgenden Tergits, hier ein wenig medianwärts vom Vorderrandzapfen ansetzend.

2. dae, Musc. dors. abd. externus (CARLET: Musc. dors. ext.).

Ausbildung wie dai. Die Ursprungsstelle liegt lateralwärts von der

von dai, unterhalb oder etwas lateral vom Vorderrandzapfen. Er zieht ebenfalls zum Vorderrand des nächstfolgenden Tergits und setzt hier etwa um seine Breite lateralwärts vom Vorderrandzapfen an.

3. dap, *Musc. dors. abd. posterior* (CARLET: nicht beschrieben).

Der Muskel beginnt an seiner Ursprungsstelle, dem Vorderrandzapfen, mit mehr rundlichen Querschnitt. Seine Fasern breiten sich dann fast zu einer Breite wie bei den vorigen Muskeln wie ein Fächer aus. Er verläuft ein wenig median und setzt am Hinterrand des vorangehenden Tergits an, analwärts vom Ursprungsort von dai.

II. Gruppe: ventrale Muskeln.

1. vai, *Musc. ventralis abdominis internus* (CARLET: *Musc. ventr. int.*).

Ein breiter starker Muskel, parallel gebildet. Er entspringt am Vorderrand des Sternits medianwärts vom Vorderrandzapfen, verläuft schräg medianwärts nach hinten zum Vorderrand des nächstfolgenden Sternits, wo er fast in der Medianen ansetzt.

2. vae, *Musc. ventr. abd. externus* (CARLET: *Musc. ventr. ext.*).

Ein etwas schmalerer Muskel als der vorangehende. Er entspringt ebenfalls medianwärts vom Vorderrandzapfen des Sternits, verläuft aber schräg lateralwärts nach hinten zum Vorderrandzapfen des nächstfolgenden Sternits.

3. vap, *Musc. ventr. abd. posterior* (CARLET: *Musc. interventr.*).

Ein breiter Muskel, parallel gebildet. Er entspringt am Vorderrandzapfen oder etwas medianwärts davon am Vorderrand eines Sternits, zieht schräg medianwärts nach hinten und setzt noch vor dem Hinterrand des vorangehenden Sternits an.

III. Gruppe: laterale Muskeln.

1. lae, *Musc. lateralis abdominis externus* (CARLET: *Musc. oblique int.*).

Der Muskel ist ziemlich zart. Der Ursprung liegt auf dem Tergit dicht am distalen Rand etwa dem Vorderrandzapfen gegenüber. Er setzt an das Sternit desselben Ringes am Seitenrand etwa zwischen den Seitenrandfortsatz und dem Ansatz des folgenden Muskels an.

2. lai, *Musc. lat. abd. internus* (CARLET: *Musc. obl. ext.*).

Ein Muskel etwa von der Stärke von vae. Er entspringt unter (von innen gesehen) oder etwas lateral von dem Ursprung von dae, zieht zum Seitenrand des Sternits des zugehörigen Körperringes, wo er etwa in der Mitte oder etwas weiter analwärts ansetzt. Er kreuzt den vorangehenden Muskel lae.

3. laa, *Musc. lat. abd. anterior* (CARLET: *Musc. transverse*).

Ein sehr starker Muskel etwa wie dae, fächerförmig gebildet. Der Ursprung ist der lange, hornartig gebogene Seitenrandzapfen des

Sternits. Er setzt am oberen Teil des Seitenrandes des zu demselben Körperring gehörigen Tergits an.

In Anbetracht der Funktion ist in jeder Gruppe eine Teilung zu machen. Man kann nach der Lage der Ansetzstellen zueinander unterscheiden:

- a) Muskeln, die einerseits die Segmente in der Körperlängsachse, andererseits die Sternite und Tergite ineinander ziehen, also Ausatmer.
- b) Die Antagonisten zu den vorigen Muskeln, das sind die Einatmer.

Die Verteilung zeigt die Tabelle:

Ausatmer		Einatmer
dai	dae	dap
vai	vae	vap
lai	lae	laa

Es fällt hier vor allem auf, daß die Anzahl der Einatmer nur die Hälfte von der der Ausatmer beträgt. Die Erklärung dafür wird die sein, daß ein Teil der zum Einatmen, also zum Auseinanderziehen der Segmente, der Tergite und Sternite nötigen Kraft von der durch das Ausatmen zusammengepreßten Blutflüssigkeit geliefert wird. Wir hatten schon oben gesehen, daß die Blutflüssigkeit für die Bewegung von Körperteilen gegeneinander von einiger Bedeutung ist. So wird auch das Ausstülpen der Mundwerkzeuge bei Wespen (ULRICH 51) also auch wohl bei anderen Insekten durch den Druck der Blutflüssigkeit bewirkt. Andererseits ist es möglich, daß auch die Elastizität der Gelenkhaut zu einem Teil als Ersatz für Einatemsmuskeln in Frage kommt. Die Intersegmentalhaut ist allerdings durchweg zu fein und dünn für einen solchen Dienst. Nur die Stelle, die sich unmittelbar an den Vorderrand der Körperringe, insbesondere der Tergite ansetzt, könnte in Frage kommen. Die Intersegmentalhaut ist hier noch sehr dick, vor allem ist noch die obere, vielleicht härtere Schicht gegenüber der unteren sehr stark. Allerdings wird die Bedeutung einer solchen Elastizität des Chitins stark hinter der Bedeutung des Blutdrucks zurücktreten, da bei der Breite der dünnen Intersegmentalhaut die Bewegung vor allem in dem in Falten gelegten, dünnen Chitin derselben vor sich gehen wird.

Es muß kurz erwähnt werden, daß CARLET bei seiner Arbeit einige Fehler unterlaufen sind. Der große Muskel dap ist von ihm überhaupt nicht beschrieben worden. Ferner gibt er an, daß der Muskel lae vom seitlichen Vorderrand des Epitergits zum Seitenrand des Episternits des *vorangehenden* Ringes zieht. Das entspricht nicht meinen Beobachtungen, würde auch der sonstigen Symmetrie der Muskelanordnung widersprechen. Die Funktion bleibt im großen und ganzen die gleiche.

JANET (26) hat die Muskulatur von *Myrmica rubra* bearbeitet. Es ist zu beachten, daß die Form der Sternite bei diesem Insekt eine ganz andere als bei *Apis mellifica* ist. Es ist nur ein Vorderrandzapfen ausgebildet. Demnach ist die Muskulatur auch etwas abgeändert. Ein Vergleich zeigt, daß die Anordnung derjenigen von *Apis* doch in hohem Grade gleicht. Aus den Abbildungen kann man entnehmen, daß folgende Muskeln denen von *Apis* entsprechen:

dai, dae, dap,
vai, vae, vap,
lai.

Es fehlen nur lae und laa. Ich konnte bisher leider nicht nachprüfen, ob hier ein Irrtum vorliegt. Jedenfalls ist auch bei *Apis* lae sehr zart, und da die lateralen Tergitpartien nach den Abbildungen JANETS lange nicht so ausgebildet

sind wie bei *Apis*, müßte auch der Muskel laa bei *Myrmica* schon bedeutend schwächer sein.

Welches ist nun bei *Myrmica rubra* der Antagonist zu lai? JANET nimmt hierfür die beiden Muskeln dae und vae in Anspruch. Seine Erklärung erscheint einleuchtend, wenn laa wirklich nicht vorhanden ist. Die beiden genannten Muskeln verlaufen in stärkerem Maße als bei *Apis* schräg lateralwärts zum Seitenrand des nächstfolgenden Tergits bzw. zum Seitenrandzapfen des nächsten Sternits. JANET meint nun, daß das Ineinanderbewegen der Körperringe lediglich von den Muskeln dai und vai besorgt wird, daß aber die Contraction von dae und vae die Tergite und die Sternite immer des nächstfolgenden Ringes auseinanderzieht. Dann wären diese tatsächlich Antagonisten von lai. Da dies nur bei Fixation des Ringes, an dem die beiden Muskeln ansetzen, möglich sein kann, muß diese Einatmungsbewegung von vorn nach hinten nacheinander vor sich gehen. Diese Auffassung ist nach der Abbildung, die JANET gibt, möglich. Sie erscheint allerdings sehr kompliziert. Wenn es tatsächlich so wäre, hätten wir einen sehr interessanten Fall im Vergleich zu *Apis* vor uns, wo durch das Fehlen eines Muskels eine ganz andere Koordination des sonst sehr ähnlichen Muskelsystems herausgebildet wurde. Aber vielleicht ist die Annahme von so komplizierten Verhältnissen nicht nötig, wenn man den Blutdruck in Betracht zieht. Dieser könnte genügen, den Antagonisten zu lai zu ersetzen.

Weiterhin war mir ein Vergleich mit der von BERLESE (3) abgebildeten Muskulatur von *Vespa* möglich. Im ganzen finden wir einige Übereinstimmung mit *Apis*. Doch muß ein vollkommener Vergleich noch nachbleiben, da die Abbildung offenbar nicht richtig ist. Denn mehrere große Muskeln setzen nach der Abbildung an den Intersegmentalhäuten an. Das ist aber mechanisch durchaus unverständlich, da dann das feste Widerlager fehlt. Es muß einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben, diese Verhältnisse klarzulegen.

Am besten untersucht ist die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Die Imago hat BAUER (2), die Larve SPEYER (47) bearbeitet. In der Benennung der Muskeln habe ich mich im Prinzip der von BAUER angewandten Nomenklatur angeschlossen. Ein Vergleich von *Dytiscus*-Imago und von *Apis* zeigt, daß einerseits zwar die Muskulatur von *Dytiscus* viel massiger ausgebildet ist, daß aber die klare Differenzierung in Agonisten und Antagonisten, die wir bei *Apis* kennen lernten, fehlt. Manche Muskeln von *Apis* finden wir auch bei *Dytiscus* wieder. Es ist möglich, daß es sich hier um Homologien handelt, daß nur durch den abweichenden Körperbau eines Käfers von dem eines Hymenopterons auch andere Anordnung von ursprünglich einem Insektenabdomen zukommenden Muskeln ausgebildet wurde. Einzelne Muskeln können rückgebildet, andere besonders stark ausgebildet sein. Von besonderer Bedeutung dürfte sein, daß der Käfer nicht so viele starke Bewegungen auszuführen braucht als die Biene in ihrem Flugleben. Infolgedessen braucht auch die Atmung bei einem Käfer nicht so stark in Anspruch genommen zu werden. Wohl hieraus ist die schwache Ausbildung der Intersegmentalhäute und der Einatmungsmuskeln des Käfers gegenüber der Biene zu verstehen. Wenn also als Anpassung an eine regere Beweglichkeit besondere Einatmungsmuskeln bei den Hymenopteren gebildet sind, können wir uns ihre Herausbildung etwa so vorstellen: Durch das ausgeprägtere Ineinanderschieben der Segmente, womit eine Verlängerung der Intersegmentalhäute verbunden ist, kann die Lage von Ursprungs- und Ansatzpunkt eines Muskels zueinander verschoben sein. Ein Muskel, der vorher die Segmente ineinanderzieht, wird sie nun unter Umständen auseinander heraus bewegen. Dies wird um so eher eintreten, je näher von vornherein Ursprungs- und Ansatzpunkt beieinanderliegen, wie es etwa bei dem von BAUER mit vam bezeichneten

ventralen Muskel des *Dytiscus*-Abdomens der Fall ist. Vergrößert wird die Wirkung des Muskels noch durch Ausbildung von Zapfen an den Segmenträndern. Diese dienen dann den Muskeln als Ansatzstellen und bewirken, daß der Muskel beträchtlich an Länge zunimmt, also mehr Kraft entwickeln kann. Sehr stark sind solche Zapfen gerade bei *Apis* ausgebildet als Vorderrandzapfen der Tergite und als Vorder- und Seitenrandzapfen der Sternite.

Wir gehen nun zur Betrachtung der Muskulatur der beiden letzten voll ausgebildeten Körperringe über, des sechsten und siebenten Ringes, die also für die Ausstülpung des Duftorgans vor allem bedeutungsvoll sind. Maßgebend für die Eigenart der Muskulatur ist in erster Linie die Tatsache, daß der siebente Körperring der letzte vollkommen

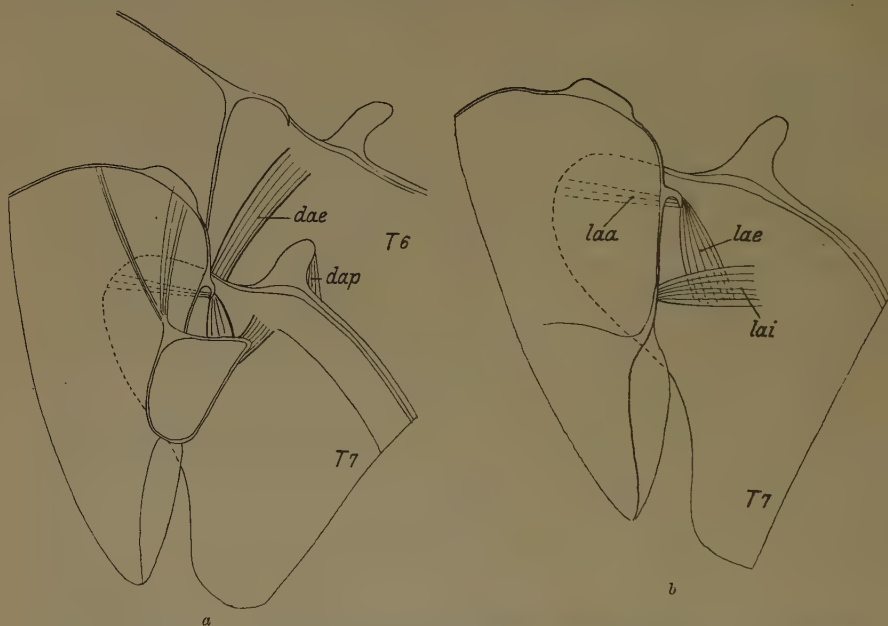


Abb. 23. *Apis mell.*, Arbeiterin, Muskulatur des siebenten Hinterleibsringes. a) Stigmenplatte nicht entfernt, b) Stigmenplatte entfernt.

ausgebildete des Abdomens ist, während die folgenden zu Stachelteilen reduziert worden sind. Bei letzteren und auch beim siebenten Ring fehlen zum Teil die uns schon bekannten Muskeln (Abb. 23 a, b).

Die Verbindung zwischen dem sechsten und siebenten Ring wird in derselben Weise hergestellt, wie oben für die weiter vorn liegenden Ringe angegeben ist. Wir brauchen nicht weiter darauf einzugehen. Wichtig erscheint mir nur, daß der Muskel *dap*, der vom Hinterrand des sechsten Tergits zum Vorderrandzapfen des siebenten Tergits zieht, stärker als bei den vorangehenden Segmenten ausgebildet ist, und zwar ist er um etwa ein Drittel länger. Das ist möglich, weil das sechste

Tergit weiter über das siebente hinüberreicht als die vorangehenden Tergite übereinander.

Für die Verbindung von Tergit und Sternit des siebenten Ringes untereinander ist beachtenswert, daß der Seitenrandzapfen des Sternits nur als kurzer, gekrümmter Hacken vorhanden ist, daß andererseits der Seitenabschnitt des Tergits bedeutend geringer ist als bei den vorangehenden Tergiten. Infolgedessen ist der Muskel laa im Verhältnis zu den vorangehenden Segmenten nur sehr zart ausgebildet. Am meisten fallen die beiden Muskeln lae und lai einerseits durch massige Ausbildung, andererseits durch eine Abänderung in ihrer Anordnung auf. Der Ursprung von lai ist vom Vorderrande des Tergits fort mehr auf die Mitte unterhalb des Vorderrandzapfens verschoben, der Ansatz an das Sternit ist normal. Der Muskel lae entspringt seitlich und unterhalb von lai, sein Ursprung ist vom Hinterrand des Tergits ebenfalls mehr zur Mitte hin verschoben worden. Am auffallendsten ist aber, daß sein Ansatzpunkt an das Sternit oralwärts bis an den Seitenrandzapfen gerückt ist. Auf den ersten Blick scheinen daher diese beiden starken Muskeln durchaus nicht in die bekannte normale Anordnung hinein zu passen.

Wir haben für diese abweichende Anordnung nach einer Erklärung zu suchen. Nicht schwer ist es, die geringe Ausbildung von laa zu erklären. Die Grundfunktion dieses Muskels, das Auseinanderziehen von Tergit und Sternit zum Einatmen, braucht hier am Ende des Abdomens nicht mehr so ausgiebig ausgeübt zu werden. Infolgedessen konnten die ganzen Bildungen, die diesem Zweck in hervorragendem Maße dienen, rückgebildet werden: das sind der Seitenrandzapfen des Sternits, der Seitenteil des Tergits und der Muskel laa. In schönster Ausbildung treten uns hier die Korrelationen im Körperbau entgegen.

Es liegt nun nahe, den Grund für die weitere abweichende Anordnung der Muskulatur in dem Vorhandensein des Duftorgans zu suchen. Ob diese Annahme richtig ist, muß eine vergleichende Untersuchung etwa von *Apis mellifica* Arbeiterin und Königin oder anderer Apiden lehren. Wir wollen aber versuchen zu erklären, in welcher Weise die tatsächlich vorhandene Muskulatur das Duftorgan bedient.

Die Muskeltätigkeit beim Sterzeln denke ich mir folgendermaßen: die dorsalen Muskeln des Abdomens werden bis auf die letzten nach dem siebenten Tergit ziehenden kontrahiert. Dadurch kommt die oben beschriebene Geradestreckung des Rückens zustande; zugleich wird ein Druck auf die Leibeshöhlenflüssigkeit entstehen, der die Bewegung des siebenten Tergits erleichtert. Andererseits sind so auch die Abdominalringe fixiert, so daß die Bewegung des letzten Tergits gut möglich ist. Die Drehung des siebenten Tergits um die früher beschriebene Achse wird durch eine Contraction des Muskels dap eingeleitet. Diese

Bewegung wird unterstützt durch eine gleichzeitige Contraction des Muskels lai. So wird also der mediane Teil des Tergits nach dem After zu, die beiden Seitenenden nach entgegengesetzter Richtung bewegt. Nun setzt eine Contraction des Muskels lae ein, vielleicht verbunden mit einer solchen von Muskel laa. Dadurch wird einerseits noch die Wirkung von dap + lai verschärft, nicht etwa aufgehoben, da der kontrahierte Muskel dap dies verhindert, anderseits wird vor allem eine Fixierung des Tergits in der ganz anormalen Lage bewirkt. Als weiterer Hilfsmuskel kommt scheinbar auch noch dae in Frage, der lae ganz erheblich unterstützen kann. Damit die Sterzelbewegung möglich wird, müssen auch die Sternite fest gegeneinander fixiert sein, besonders das letzte, siebente gegen das vorangehende. Die Rückbewegung in den normalen Zustand wird sicher zu einem großen Teil schon durch das Erschlaffen aller kontrahierten Muskeln ausgelöst. Vor allem hört der Druck der Blutflüssigkeit auf, das siebente Tergit wird aus der Zwangslage zurückschnellen. Weiter aber kehrt durch die Contraction der vorher stark gedehnten Muskeln dai das Tergit ganz in seine normale Ruhelage zurück.

Man könnte auf den ersten Blick auch lae als bei der Rückbewegung tätig auffassen. Ich glaube aber, daß dies nicht der Fall ist. Denn nach der ganzen Anordnung ist die angegebene Betriebsweise sehr gut denkbar; sie wird sehr wahrscheinlich, wenn man bedenkt, daß das Ausstülpfen des Duftorgans eine Zwangslage des ganzen Abdomens, besonders des siebenten Tergits bedeutet. Diese muß durch gut ausgebildete Muskeln während des oft lange Zeit dauernden Sterzelns erhalten bleiben. Daraus wird sich die starke Ausbildung der Muskeln lai und lae erklären, dagegen werden zum Einziehen des Duftorgans nur sehr geringe Muskelkräfte nötig sein.

Als spezielle Anpassungen an das Ausstülpfen des Duftorgans möchte ich demnach folgende nennen:

1. die größere Länge des Muskels dap am siebenten Tergit,
2. die besonders starke Ausbildung der beiden Muskeln lai und lae.

V. Hat die Drohne ein Duftorgan?

Die Untersuchungen der Drohnen hatten in Übereinstimmung mit Mc. INDOO das Ergebnis, daß ein Duftorgan hier fehlt. Im Zusammenhange dieser Arbeit erübrigt es sich demnach, genau auf den Bau der Abdominalbedeckung einzugehen. Das muß einer besonderen Arbeit vorbehalten bleiben. Von Interesse ist für uns lediglich die Drüsenverteilung. Auch hier ist, wie bei der Arbeiterin, über den ganzen Körper diffus eine Anzahl von einzelligen Drüsen verteilt. Aber diese Drüsen stehen bei der Drohne viel weitläufiger. Über die Art ihrer

Mündung gilt dasselbe wie bei der Arbeiterin; denn der ganze Körper ist von derselben Skulptur bedeckt¹⁾.

Ausgezeichnet ist nur der unbehaarte vordere Teil der Tergite. Die Drüsenmündungen stehen hier etwas gehäuft, wenn auch nicht in dem Maße, wie auf den letzten Tergiten der Arbeiterinnen. Die Mündungen fallen dadurch auf, daß in ihrer Umgebung die Pigmentierung etwas stärker ist. Dies ist bei der Arbeiterin nicht der Fall. Die Verteilung auf den Tergiten ist so, daß nach dem After zu die Zahl in geringem Maße zunimmt. Ich zähle auf dem siebenten Tergit auf dem Vorderanteil etwa 250 Mündungen auf den vorangehenden Tergiten ungefähr ebensoviele, etwas weniger. Das achte Tergit ist nicht irgendwie ausgezeichnet.

Irgendeine Andeutung an den Bau des Duftorgans fehlt vollständig. Die Länge der Intersegmentalhäute bleibt konstant, ebenso ihre Ausbildung. Eine Abnahme der Skulptur auf den unbehaarten Tergiteilen fehlt. Stigmenfalten sind auf keinem Tergit vorhanden, auch nicht lateral von Stigma. Die Pigmentierung bleibt sich stets gleich. Die vorhandenen Drüsen werden sicher als Schmierdrüsen anzusprechen sein. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie dem Tier zugleich irgendeinen Duft mitteilen.

VI. Hat die Königin ein Duftorgan?

Mc. INDOO läßt sich in kurzen Worten über diese Frage aus und teilt mit, daß bei der Königin die Verhältnisse genau so liegen, wie bei den Arbeiterinnen, daß also ein Duftorgan vorhanden ist. Er gibt auch Abbildungen von Einzelheiten der Entwicklung und macht Angaben über die Größe der Drüsenzellen im Vergleich zu den Drüsenzellen bei der Arbeiterin.

Um das Resultat meiner Untersuchungen vorauszunehmen, kann ich sagen: die Königin von *Apis mellifica* hat kein Duftorgan. Das siebente Tergit ist folgendermaßen ausgebildet: die ganze Oberfläche hat die typische Skulptur. Unbehaart und hell pigmentiert bleibt das vordere Drittel des Tergits, der hintere, dunkle, behaarte Teil nimmt die anderen zwei Drittel ein. Die Grenzen zwischen behaartem und unbehaartem Teil ist unscharf, die Stigmenfalte ist nicht vollkommen ausgebildet, sondern ist in ihrem medianen Abschnitt an den Stigmen nur ein kurzes Ende angedeutet, etwas länger als etwa auf dem sechsten Tergit der Arbeiterin. Die Behaarung ist ähnlich wie bei der Arbeiterin, besteht proximal fast nur aus kleinalveoligen Borstenhaaren. Drüsen fehlen auf dem ganzen Tergit fast völlig. Ganz wenige münden etwas

¹⁾ Auf den Sterniten der Arbeiterin münden nur ganz wenige diffus verteilte Drüsen.

distal vom Vorderrandzapfen. Von einer Bogenfalte ist nichts zu bemerken.

Die Intersegmentalhaut ist, wie überhaupt wohl bei allen *Apiden*, mit Kongorot gut färbbar. Sie gleicht sonst durchaus nicht der der Arbeiterin. In ihrem distalen Teil, also dicht an Tergit 7 hat sie eine Skulptur, die der des Tergits ähnelt, aber viel schwächer, wie verwischt erscheint. Dann folgt proximalwärts ein glatter Teil, dann eine Region mit feinen Querfalten, auf denen Dornen und Höcker stehen, ganz ähnlich wie wir es bei *Apis dorsata* beschreiben werden. Der ganze proximale Abschnitt ist wieder glatt. In der Umgebung des Vorderrandhöckers, überhaupt der Seitenregion zwischen Sternit und Tergit ist die Haut dicht mit Spinulae besetzt.

Die vorangehenden Tergite sind im ganzen ähnlich ausgebildet. Es münden hier etwas mehr diffus verteilte Drüsen. Eine Ähnlichkeit mit der Arbeiterin wäre höchstens darin zu sehen, daß die medianen Ansätze der Stigmenfalte bei den vorangehenden Tergiten immer kürzer werden.

Dies ist der Befund an meinen Königinnen-Exemplaren. Von einem Duftorgan wie bei der Arbeiterin kann nicht die Rede sein. Auch an einer anderen Stelle des Abdomens habe ich keinen größeren Drüsenkomplex gefunden. Es ist mir durchaus unverständlich, wie MC. INDOO zu seinen Angaben gekommen ist.

VII. Die biologische Bedeutung des Duftorgans der Honigbiene.

Nachdem wir den morphologisch-anatomischen Bau des Duftorgans kennen gelernt haben, mag eine kurze Zusammenstellung über unsere bisherige Kenntnis von der Bedeutung desselben folgen.

Man war sich über den Sinn des Sterzelns bis vor kurzem noch durchaus nicht vollkommen klar. So legt, wie schon erwähnt, v. BUTTEL-REEPEN (9 c) noch 1915 das Hauptgewicht beim Sterzeln auf den durch das Flügelschlagen erzeugten Ton und hält ihn für den Ausdruck eines Affektes, sei es der Freude oder der Trauer oder eines anderen. Erst durch die Arbeit von v. FRISCH (18 b) wissen wir, daß das Wesentliche beim Sterzeln das Ausstülpen des Duftorgans ist, und daß der ausgeschiedene Duft für die Bienen ein Orientierungsmittel ist, was auch SLADEN schon angenommen hatte. Auch die Meinung v. BUTTEL-REEPENS, daß der Duft kaum wahrnehmbar sei, ist von v. FRISCH widerlegt worden. Der Duft kann von uns sehr deutlich wahrgenommen werden, auch wenn man noch mehrere Dezimeter von der sterzelnden Biene entfernt ist. Am deutlichsten ist er, wenn eine Biene mit ausgestrecktem Duftorgan über dem Futterschälchen hin und her fliegt, und dabei durch den Flügelschlag manchmal eine Duftwelle auf den Beobachter zugetrieben wird. Schon SLADEN hat beobachtet, daß der Duft auch an einem ausgeschnittenen Duftorgan

längere Zeit wahrgenommen werden kann. In der Tat strömt von solchen in Ringerlösung liegenden Drüsen noch nach 1—2 Tagen ein merkbarer Duft aus.

In den von v. FRISCH untersuchten, unten genauer beschriebenen Fällen ist die Bedeutung des Duftorgans vollkommen eindeutig. Aber die Bienen sterzeln auch noch bei vielen anderen Gelegenheiten. Kann nun auch hier das Duftorgan der Orientierung dienen, oder dient es einem anderen Zwecke? Von vornherein ist das erste das Wahrscheinliche, denn wo wir in der Natur Duftorgane haben, dienen sie unmittelbar oder mittelbar der Orientierung, meistens, damit die beiden Geschlechter sich gegenseitig finden können (ausgenommen sind lediglich die Fälle, in denen das Duftorgan nachgewiesener Maßen nur zur Abschreckung der Feinde dient). Auch wenn in solchen Fällen der Duftstoff etwa lediglich sexuelles Reizmittel ist, wird er doch mittelbar die Orientierung fördern. Denn der Reiz ist umso stärker, je stärker die Konzentration des Duftes ist, das Tier wird sich also nach dem Ausströmungspunkt hinbewegen. Daß wir nicht mit der unsern Geruchsorgan eigenen Empfindlichkeit zu rechnen haben, sondern mit einer oft phänomenal gesteigerten, ist genugsam bekannt aus den Versuchen mit Schmetterlingsweibchen, die durch ihren Duft kilometerweit entfernte Männchen anlocken können. Durch entsprechende Versuche hat v. FRISCH festgestellt, daß die Bienen auch auf den von dem Duftorgan ausgehenden Duft gewissermaßen geeicht sind, während ihre Empfindlichkeit anderen, besonders Blumendüften gegenüber die des Menschen nur wenig übertrifft.

Gerade das Duftorgan der Biene kann mehr als andere bekannte Duftorgane der Orientierung dienen, weil, wie schon erwähnt, der Duftstoff durch den Flügelschlag in eine bestimmte Richtung geschleudert wird. Er kann sich in der Verlängerung der Körperlängsachse nach hinten weiter verbreiten als in den anderen Richtungen. Dieser Vorteil wird durch die leicht bewegte Luft zwar oft nichtig gemacht sein, bei ruhiger Luft aber dürfte er doch vorhanden sein. Es sprechen auch manche Beobachtungen an sterzelnden Bienen hierfür. Es mögen daher jetzt im Anschluß an v. BUTTEL-REEPEN (9 c) und an eigene Beobachtungen einige Fälle aufgezählt sein, in denen die Bienen sich ihres Duftorgans bedienen.

Ein Schwarm zieht sterzelnd in eine neue Beute ein. Ebenso sterzeln die Bienen, wenn ein Schwarm aus irgendeinem Grunde wieder zum Mutterstock zurückkehrt, wie ich einmal beobachten konnte. Stößt man einen Bienenkorb an und hebt ihn dann auf, so sieht man die Bienen sterzelnd an den Wänden hochlaufen. Heimkehrende Sammelbienen eilen nicht sofort in den Stock, sondern bleiben oft eine Zeitlang sterzelnd vor dem Flugloch stehend, stets so, daß der Hinterleib vom

Flugloch abgekehrt ist. BUTTEL-REEPEN gibt an, daß dies vor allem dann eintritt, wenn die Bienen das Flugloch nicht sogleich gefunden haben, sondern etwas seitwärts oder unter- und oberhalb angefliegen sind und erst zum Flugloch hinlaufen müssen. Nach meinen Beobachtungen ist das Ausstülpfen des Duftorgans durchaus nicht an diesem Umstand gebunden. Besonders oft sterzeln die Bienen in dieser Weise im Frühling während der ersten Ausflüge nach der Winterruhe. Aber auch während des ganzen Sommers findet man auf einem Bienenstand vor den meisten Fluglöchern sterzelnde Bienen. Zuweilen sieht man auch mit großem Pollenhöschchen beladene Bienen sterzeln. Bei einem der v. Frischschen Beobachtungsstöcke mit einer langen Anflugveranda setzten sich die heimkehrenden Bienen meist etwa 50 cm vom Flugloch entfernt auf das Bodenbrett der Veranda. Während sie nun zum Flugloch liefen, blieben sie ab und an sterzelnd stehen, liefen auch wohl sterzelnd langsam ein Stückchen weiter, stets das Abdomen zum Ausgang der Veranda gewandt.

In diesen Fällen dient sicher das Sterzeln der Orientierung. Es kommt auch klar die Angabe der Richtung zum Vorschein. Beim Einziehen in die neue Beute wird den nachfolgenden die Richtung angegeben, ebenso beim Emporlaufen an den Wänden nach der Stauchung, ebenso beim Sterzeln vor dem Flugloch, wo den anderen Heimkehrern ein Zeichen gegeben wird. Ich möchte dem letzten Fall die größte biologische Bedeutung zuschreiben. Denn vor dem Flugloch finden wir einige Bienen fast regelmäßig sterzeln. Zwar tun dies nicht alle Heimkehrer. Aber in diesem Fall kommt die Bedeutung des Sterzelns für die Orientierung am deutlichsten und häufigsten zum Vorschein. Die anderen Fälle beweisen, daß die Bienen sich ausgezeichnet besonderen Verhältnissen anzupassen verstehen. Am wenigsten auffallend ist noch das sterzelnde Einziehen in eine neue Wohnung, oder das Sterzeln nach der Stauchung. Ebenso gut zu verstehen ist auch das Sterzeln der Bienen, wenn ein Schwarm sich ansetzen will oder wenn der Schwarm zum Stock zurückkehrt. Ein ausgezeichnetes Beispiel für die Elastizität des Verhaltens der Bienen dürfte der von v. FRISCH genauer beschriebene Fall sein. Die Biene hat eine reiche Futterquelle gefunden, etwa ein Schälchen mit Zuckerwasser, kehrt mit voller Honigblase zum Stock zurück, alarmiert durch den „Tanz“ die müßigen Sammler, eilt wieder zum Futterschälchen und schwängert die Luft in der Umgebung des Schälchen durch Ausstrecken des Duftorgans während des Fluges und zu Beginn des Saugens mit dem bekannten Duft. Dieser Duft sagt dann den neu ausgeflogenen Sammlern, wo das Futter zu holen ist. Verhindert man das Sterzeln durch Verkleben des Duftorgans, so finden viel weniger Neulinge den Weg zum Futter, als wenn der Duft ungehindert ausströmen kann. Die weg-

weisende Bedeutung des Duftes ist also außer Frage gestellt. Es erscheint mir nun wahrscheinlich, daß in diesem Fall der Gebrauch des Duftorgans eine Ausnahme ist. In der Natur werden die Bienen wohl niemals eine so reiche Futterquelle finden. In der Tat hat bisher noch niemand eine Sammlerin an einer Blume sterzeln sehen. Und wenn etwa eine Biene eine reiche Tracht entdeckt hat, so werden die ausfliegenden Neulinge vor allem durch den beim Tanz übermittelten Blumenduft geleitet werden. Um den Fall zu klären, müßten noch in weiterem Umfange Experimente mit duftlosen aber nektarreichen Blumen gemacht werden. Offenbar aber handelt es sich um ein vorzügliches Anpassungsvermögen an das Vorhandensein einer ausnahmsweise reichen Futterquelle.

Es ist denkbar, daß folgende Beobachtung den Schlüssel zu den v. Frischschen Beobachtungen gibt. In dem kleinen Beobachtungskasten nach v. FRISCH waren im Sommer 1923 von den vier Waben nur die beiden vorderen übereinander stehenden ausgebaut und von dem sehr schwachen Bienenvolk belagert. Ich benutzte nun den hinteren unteren Wabenraum zum Füttern, setzte also den Bienen ein Schälchen mit Zuckerwasser hinein. Nach einiger Zeit hat eine Biene das Zuckerwasser gefunden, saugt sich voll und eilt zu den Waben. Auf ihrer Rückkehr nun läuft sie nicht sofort zum Futterschälchen, sondern bleibt schon am Seitenteil des Rähmchens sterzelnd stehen; dann erst geht sie zum Futter, sterzelt wohl auch hier am Schälchen noch einmal. Durch den Duft angelockt finden sich bald Neulinge ein, in kurzer Zeit ist ein reger Betrieb im Gange. Die zum Futter zurückkehrenden Bienen findet man hier und da sterzelnd, so daß die ganze Straße zum Futter von ihnen besetzt ist; den neuankommenden wird so der Weg sehr leicht gemacht. Auf diese „Duftstraße“ war ich von Herrn G. RÖSCH aufmerksam gemacht worden, der sie unter ganz ähnlichen Bedingungen bei einem anderen Volk im großen Beobachtungsstock gesehen hatte.

Das wesentliche hierbei scheint mir nun das zu sein, daß dieser Fall in dem ursprünglichen biologischen Verhalten der Biene auch eine Ausnahme darstellt, daß aber heute und schon seit längerer Zeit unsere Honigbiene im Stock gefüttert wird. Das dargebotene Zuckerwasser muß den geraubten Honig ersetzen. Mag nun die Art des Fütterns eine noch so verschiedene sein, immer ist der Fall einer enorm reichen Futterquelle verwirklicht. Es ist denkbar, daß hier seit längerer Zeit das Duftorgan zum Anlocken benutzt worden ist, daß also der vorhandene Anlockungsinstinkt plastisch genug war, um auch in diesem Falle auftreten zu können. Wenn dem so ist, dann wäre eine Brücke zu dem v. Frischschen Versuchen geschlagen; denn auch hier ist das wesentliche die reiche Futterquelle, die nun in die Ferne verlegt ist.

Aber in die ursprünglichen biologischen Verhältnisse dürften diese beiden Fälle nicht einzureihen sein.

Mit den aufgezählten Fällen sind die Möglichkeiten zum Gebrauch des Duftorgans noch durchaus nicht erschöpft. Doch ist die Bedeutung des Sterzelns nicht immer klar zu erkennen. Nach v. BUTTEL-REEPEN sterzeln die Bienen auch in folgenden Lagen: „Macht man ein Volk weisellos und gibt die Königin nach einiger Zeit im Käfig zurück, so belagern die Bienen den Behälter und sterzeln.“ „Verklamte und wieder erwärmte Bienen ziehen, vor das Flugloch gesetzt, sterzelnd ein.“ „Wird das Flugloch während der Flugzeit geschlossen und dann wieder geöffnet, so stürzen die Bienen sterzelnd ins Freie.“ „Schließt man ein Flugloch, so versuchen die anfliegenden vergeblich einzudringen, schließlich fangen sie an zu sterzeln.“ Diese Fälle sind nicht so leicht auf dieselbe Weise biologisch zu erklären wie die früheren. VON BUTTEL-REEPEN meint deshalb, die Sladensche Duftthese nicht für alle Fälle annehmen zu können und behauptet: „Das eigentliche richtige Sterzeln ist stets eine Affektäußerung.“ Er deutet so: „Freudig“ sterzelnd ziehend die Bienen in eine neue Wohnung ein. Abgesehen davon, daß man in der Annahme von Affekten bei so vollkommen anders als wir gebauten Tieren wie den Insekten sehr vorsichtig sein muß, wäre eine derartige Affektäußerung biologisch vollkommen unverständlich. Wir wissen, welche biologische Bedeutung in manchen Fällen das Sterzeln hat und haben nicht genügend Gründe, daneben auch noch einen Affekt anzunehmen. In den noch nicht aufgeklärten Fällen müssen wir, bevor wir ein abschließendes Urteil abgeben, erst durch systematische Beobachtung und möglichst durch experimentelle Prüfung feststellen, welche biologische Bedeutung zugrunde liegt. Es ist höchstwahrscheinlich, daß eine solche vorhanden ist. Wäre die Duftproduktion lediglich eine Affektäußerung, mit unserem Verhalten verglichen nur eine Geste, so wäre das eine ungeheure Kraft- und Stoffverschwendung. Aber die Bedeutung des Sterzelns ist mit den bekannten Fällen anscheinend noch nicht erschöpft. Man wird annehmen dürfen, daß der Duftstoff auch sein Teil zum Nestgeruch beiträgt. Diesen zu analysieren hat v. BUTTEL-REEPEN (9a) versucht. Danach ist der Nestgeruch, der für die Bienen sicher ein wichtiges Erkennungsmittel ist, aus verschiedenen anderen Gerüchen zusammengesetzt, bei denen der Individualgeruch doch wohl eine große Rolle spielt, entgegen der Ansicht von HESELHAUS. Dieser wird aber wahrscheinlich durch das Duftorgan hervorgebracht. Diese Individualgerüche haben nun bei den Insassen eines Volkes dadurch etwas gemeinsames, daß die Arbeiterinnen alle von einer Mutter abstammen. Diese gemeinsame Komponente in der Summe der Individualgerüche wäre dann der „Familiengeruch“. Jetzt verstehen wir erst recht das Sterzeln der

Bienen vor dem Flugloch. Den ankommenden wird so ein wesentlicher Faktor des Nestgeruches mitgeteilt; zur Erkennung des Heimatstockes dienen neben dem Auge besonders die Fühler mit ihren Geruchsorganen. Aus verschiedenen Beobachtungen kann man schließen, daß neben den Individual- und Familiengeruch vor allem der Königinengeruch ausschlaggebend für den Nestgeruch ist, obgleich die Königin so wenig Drüsen auf ihrem Abdomen trägt; aber man kann Bienen aus verschiedenen Schwärmen um eine Königin zu einem Volk vereinigen. Die oben genannte Tatsache, daß ein Weiselkäfig von sterzelnden Bienen besetzt ist, kann man aber vielleicht so deuten, daß die umgebenden Bienen der Königin, die einen Teil des Nestgeruchs verloren hat, diesen wieder mitteilen, daß die Königin also gewissermaßen eingeduftet wird. In den andern erwähnten Fällen des Sterzelns könnte man etwa an ein zu Hilfe rufen von Gefährten denken, wenn dies nicht schon wieder zu anthropomorphistisch ausgedrückt ist. Wir müssen uns vor einer experimentellen Prüfung immer der Unsicherheit unserer Schlüsse bewußt bleiben. Das wesentliche aber werden wir immer in der Produktion des Duftstoffes sehen müssen¹⁾.

VIII. Ähnliche Drüsenorgane anderer Apisarten.

Es lag nahe zu untersuchen, ob das Duftorgan bei *Apis mellifica* eine für sich dastehende Bildung ist, oder ob bei anderen Apisarten an derselben Körperstelle dieselben oder ähnliche Drüsenorgane vorkommen. Zur Untersuchung kamen *Apis dorsata*, *Apis florea*, *Apis indica*, *Apis adansonii*, *Apis unicolor* und *Apis mellifica* var. *ligustica*, von allen nur die Arbeiterinnen. FRIESE (17) sagt in seinem neuen Buch: Die europäischen Bienen S. 344: „Die vier Arten der Honigbiene reihen sich leicht von der tiefstehenden *Apis dorsata* — Riesenhonigbiene — über die *Apis florea* — Zwerghonigbiene — zur *Apis indica* — der indischen Honigbiene — zur eigentlichen, überall gezüchteten zahmen Honigbiene *Apis mellifica*.“ Der angedeutete Entwicklungsgang ist sowohl an morphologischen als an biologischen Eigenschaften zu erkennen. Die Untersuchung hat nun ergeben, daß auch das Duftorgan der *Apis mellifica* allmählich auf dem angegebenen Wege sich herausgebildet hat. Denn je näher die Form der *Apis mellifica* steht, desto mehr gleicht sie ihr auch im Bau des Drüsenfeldes, das bei *Apis mellifica* als Duftorgan funktioniert. Zugleich können wir in gewisser Weise erkennen, wie die morphologischen Umbildungen vor sich gegangen sein werden, wenn es auch nicht gewiß ist, daß der Ent-

¹⁾ Oft stülpen die Bienen, wenn man sie mit der Pinzette am Thorax faßt, bei Stechversuchen das Duftorgan aus. Es wird sich wohl nur um eine unwillkürliche Begleiterscheinung handeln, hervorgerufen durch das Einkrümmen des Abdomens, wobei die Mündung der Duftdrüsen freigelegt wird.

wicklungsgang, den wir bei Untersuchung der verschiedenen Formen finden, identisch ist mit dem phylogenetischen Entwicklungsgang bei einer Art. Denn die primitiven *Apis*-arten können und werden in mancher Weise schon wieder sekundäre Anpassungen und Umwandlungen erlebt haben. Immerhin ist diese Betrachtungsweise durchaus nicht von der Hand zu weisen. Auf ihr beruht unser ganzes Bemühen, die Stammesgeschichte des Bienenstaates zu konstruieren. Es ist auffallend, wie auch in den kleinsten Kleinigkeiten der Ausbildung des Duftorgans bei den primitiven *Apis*-Arten die Annäherung an die Verhältnisse bei *Apis mellifica* stattfindet.

Wir beschreiben die Drüsenkomplexe der untersuchten Arten, vergleichen sie mit dem von *Apis mellifica* und finden so, in welcher Weise und in welchem Umfang etwa die für *Apis mellifica* angeführten Bauprinzipien des Duftorganes auch hier zur Geltung kommen. Allerdings dürfen wir ohne eingehende biologische Beobachtung nicht allein aus dem morphologischen Bau auf eine Funktion als Duftorgan schließen. Derartige Beobachtungen stehen aber bisher vollkommen aus.

Wir beginnen mit der *Apis dorsata* F.

Bei den Tergiten ist in groben Zügen kein Unterschied von denen bei *Apis mellifica* zu bemerken, wenn wir von der Größe absehen. Auch hier ist die Vorderandlinie durch die Vorderrandzapfen charakterisiert, ist der Vorderrand durch eine Vorderrandleiste versteift. Ebenso müssen wir einen vorderen unbehaarten und einen hinteren behaarten Tergitteil unterscheiden. Die Form der Haare ist durchweg dieselbe, wenn auch die Verteilung eine andere ist. Die Skulptur ist ganz derjenigen von *Apis mellifica* ähnlich. Auf dem siebenten Tergit fällt zuerst die deutliche Trennung von behaartem und unbehaartem Teil durch eine breite Stigmenfalte auf. Distal von ihr setzt die Behaarung dann plötzlich ein. Die Haare stehen in kleinen Bälgen, sind aber gefiedert, wie etwa die klein-alveoligen Haare auf Tergit 3 von *Apis mellifica* (Abb. 6 a). Großalveolige Haare, fast unbedornt, treten nur selten auf. Die Stigmenfalte ist von der bei *Apis mellifica* in der Weise verschieden, als sie sich über die Stigmen nur ganz wenig zu diesen hin einbuchtet und nicht unterbrochen wird. Im Querschnitt sieht man, daß sie sich auch so von *Apis mellifica* unterscheidet, daß die beiden Lamellen der Falte miteinander verschmolzen sind, so daß die Falte breiter ist und auch massiv. Die Vorderrandleiste ist ganz ähnlich wie bei *Apis mellifica* gebildet, ebenso die Pigmentierung des behaarten Teils, die nur etwas heller braun ist. Die Pigmentierung des unbehaarten Teils ist nur wenig schwächer. Dieser Teil entbehrt wie bei *Apis mellifica* vollkommen der Behaarung und in ausgedehntem Maße der Skulptur. In typischer Ausprägung finden wir die Skulptur nur seitlich vom Vorderrandzapfen. Hier ist auch eine Andeutung einer Kantensecretion vorhanden.

Fast der ganze zwischen den Vorderrandzapfen liegende Teil von Tergit 7 wird von einer sehr starken netzartigen Skulptur eingenommen (Abb. 24 a). Diese erstreckt sich etwa über das vordere Drittel des unbehaarten Teils. Am stärksten ist sie in der Medianlinie ausgebildet. Als dicke, dunkelpigmentierte Kanten treten die Grenzen der einzelnen,

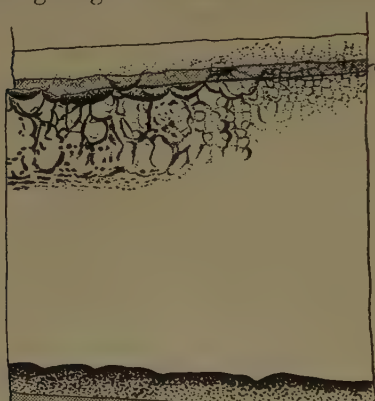
vollkommen unregelmäßigen Felder hervor, in der Nähe der Vorderrandleiste stärker als weiter distalwärts. Die Feldergröße entspricht nicht der Größe der gewöhnlichen Skulpturfelder, sondern übertrifft sie. Es hat den Anschein, als ob mehrere solche kleinen Felder — denn aus solchen ist diese Skulptur sicher hervorgegangen — miteinander verschmolzen sind. Reste der alten Leisten finden sich in den Maschen als größere oder kleinere unregelmäßige Buckel. Die dunklen Leisten verlaufen meist bogenförmig. Proximal folgen sie etwa der Vorderrandleiste und bilden hier, mit ihren Ende aneinanderstoßend, einen guirlandenartigen Verband. Distalwärts werden sie allmählich flacher, lösen sich in einzelne ganz kleine Höcker auf, treten auch dichter zusammen und verschwinden schließlich ganz. Lateralwärts nach den Vorderrandzapfen zu kommt allmählich die mehr ursprüngliche polygonale Skulptur zum Vorschein. Die Leisten werden weniger dunkel und stark, bis schließlich nur noch die regelmäßigen polygonalen Felder zu sehen sind. Die proximo-distale Ausdehnung des Skulpturfeldes wird geringer, die Skulptur schwindet allmählich ganz. Auffallend ist, daß auch das über der Vorderrandleiste liegende Chitin besonders in den Seitenteilen mit der Skulptur bedeckt ist.

Die Drüsenverteilung ist folgende: Auf den behaarten Teil münden vereinzelt Drüsen aus, aber immerhin in größerer Menge als bei *A. mell.* auf demselben Tergit. Die Art der Mündung am Grunde der Skulpturleisten und ihre proximo-distale Richtung ist die gleiche. Die distalen zwei Drittel des unbehaarten Teils sind ohne Drüsenmündungen. Aber innerhalb der maschenartigen Skulptur finden wir eine Häufung von Drüsenmündungen. Diese liegen einzeln zwischen den Leisten des Netzwerkes (Abb. 24 b) nicht in solchen Gruppen zusammen, wie es bei *A. mell.* vorkommt. Die größte Zahl der Drüsen mündet in dem am weitesten distal gelegenen Teil des Skulpturfeldes; nach der Vorderrandleiste zu, nimmt die Zahl ab, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *A. mell.* Die Gesamtzahl der Drüsen ist geringer als bei der Honigbiene, beträgt insgesamt höchstens 500 Stück. Nach den Seiten zu nimmt die Drüsenzahl ebenfalls ab, die Mündungen fehlen schon in den Ausläufern des Skulpturfeldes. Die Beziehungen der Drüsenkanälchen zu der Skulptur sind die gleichen wie beim behaarten Tergitteil und auch wie bei *A. mell.*: die Mündungen liegen am Grunde der Leisten oder dort, wo Leisten zu erwarten gewesen wären.

Auf einem Schnitt erkennen wir, daß auch eine der bogenförmigen Falte von *A. mell.* entsprechende Bildung vorhanden ist. Das Chitin sinkt plötzlich ab und zwar offenbar dort, wo die vorher erwähnten, guirlandenförmig angeordneten Chitinleisten liegen. Auf dem Schnitt (Abb. 25) sieht man gerade hier stark dunkel pigmentierte, zapfenartige Vorsprünge, die Querschnitte durch die bogenförmigen Wülste. Auch

Schnitte durch die kleineren Wülste proximal und distal von der Bogenfalte sind angedeutet.

Auffallend ist, daß bei dem Schnittbild die verdickten Leisten weiter distal von der Vorderrandleiste liegen als auf dem Oberflächenbild. Um dies genauer festzustellen, wurde das in Paraffin eingebettete Schnittobjekt in Xylol von Paraffin befreit und in Oberflächenansicht betrachtet. Tatsächlich zeigte sich ein auffallender Gegensatz zu dem anderen Oberflächenbild. Die Skulptur war viel großzügiger, die dunklen Leisten waren seltener, die Felder daher größer. Die guirlandenförmige Linie lag viel weiter distal von der Vorderrandleiste als bei dem anderen Objekt. Die Drüsen mündeten auch hier an derselben Stelle, also noch distal von der Linie der dunklen Leisten. Noch eine andere Ausbildung zeigt ein drittes Individuum. Hier sind deutlich zwei dunkle Leisten, gebildet von aneinander gesetzten einzelnen dunklen Bögen, aber weniger guirlandenförmig, sondern mehr



Leisten, gebildet von aneinander gesetzten einzelnen dunklen Bögen, aber weniger guirlandenförmig, sondern mehr

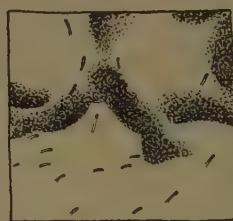


Abb. 24. *Apis dorsata*, Arbeiterin, a) Oberflächenansicht der Skulptur vom Drüsenfeld auf T. 7, b) do, ein Teil stärker vergrößert, Drüsenmündungen in natürlicher Anordnung eingezeichnet.

gradlinig verlaufend. Die proximale ist die stärkere, sie greift median fast über die Vorderrandleiste hinüber. Mit ihr fällt das Chitin steil ab.

Die Intersegmentalhaut ist vollkommen glatt auf dem Tergit 7 zunächstliegenden Teil. Eine Faltung wie bei *A. mell.* fehlt. Erst weiter proximal tritt eine Zone auf (Abb. 25a), die durch feine Spinulae oder Perlae ähnliche Gebilde ausgezeichnet ist. Die ganze Haut erscheint in dieser Zone fein quer gerunzelt, was auf einem Schnitt sehr deutlich zu sehen ist. Besonders auffallend ist ferner in der Umgegend des Vorderrandzapfens und seitlich von ihm, wo die Intersegmentalhaut an das Sternit ansetzt, ein starker Spinulaebesatz.

Die Untersuchung der anderen Abdominaltergite ergibt folgendes: Eine allmähliche Angleichung an die morphologische Ausgestaltung des letzten Tergits fehlt im Gegensatz zu *Apis mellifica*. Sie tritt weder in der Pigmentierung noch der Ausbildung der Stigmenfalte, noch in der Skulptur, noch in der Drüsen-

verteilung hervor. Auf allen Tergiten finden wir auf dem behaarten Teil eine auffallend dichte diffuse Verteilung von Drüsenmündungen, viel dichter als bei *Apis mellifica*. Auf den unbehaarten Teilen münden diffus Drüsen in ähnlicher Anzahl wie auf den behaarten. Eine Häufung ist nur in geringer Weise auf dem sechsten Tergit bemerkbar. Auf dem unbehaarten Teil von Tergit 3 fehlen unvermittelt alle Drüsenmündungen, auf dem behaarten stehen auch weniger als bei den folgenden Tergiten.

Apis florea F.

Über die allgemeine Ausbildung der Tergite gilt das oben für *Apis dorsata* Gesagte, man muß nur die geringeren absoluten Maße bei *florea* in Betracht ziehen. Auffallend anders ist, daß außer bei Tergit 7 die Behaarung sehr weit nach vorn geht, der unbehaarte Teil also sehr schmal ist. Die Behaarung besteht auf Tergit 4—7 proximal aus dicht gestellten, sich schuppenartig deckenden, kleinalveoligen Fiederhaaren.

Auf Tergit 7 (Abb. 26) ist die Stigmenfalte gut ausgebildet. Sie ähnelt schon mehr der von *A. mell.*, indem sie am Stigma unterbrochen und nicht mehr so breit ist, wie bei *A. dorsata*. Die Behaarung besteht wie gesagt nicht aus Borstenhaaren, diese in größerer Ausbildung treten erst weiter distalwärts auf, werden dann vorherrschend bis ins Ende. Die Pigmentierung des behaarten Teils ist ungleichmäßiges Braun. Die Skulptur unterscheidet sich nicht von der von *A. mell.* und *dors.* Der unbe-

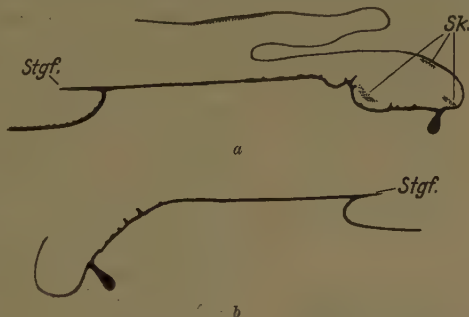


Abb. 25. *Apis dorsata*, Arbeiterin, Schnitte durch die in Abb. 24 abgebildete Region, *a*, *b* zwei verschiedene Individuen. Vrl. = Vorderrandleiste, Stgf. = Stigmenfalte, Sk. = Sekret.

behaarte Tergitteil zeichnet sich durch eine schwache Pigmentierung aus. Er ist heller als bei *A. dors.* aber noch dunkler als bei *A. mell.* Andererseits ist nur ein kleiner Teil proximal von der Stigmenfalte frei von Skulptur, weiterhin aber finden wir eine Skulptur ähnlich derjenigen, die bei *Apis mellifica* in der Nähe der Bogenfalte auftritt. Die Felder sind mehr oder weniger polyedrisch, oft in der Körperquersachse etwas gestreckt. Die Randleisten sind bald bei diesem, bald bei jenem Feld etwas stärker ausgebildet. Eine stärkere Pigmentierung dieser Leisten ist kaum angedeutet. Eine Bogenfalte wie bei *A. mell.* und auch eine Bildung wie bei *A. dors.* fehlt. Das Chitin scheint nur wenig einzusinken auf dem proximalen Ende des unpigmentierten Teils. Lateralwärts hört die Skulptur schon vor der Höhe des Vorderrandzapfens allmählich auf.

Drüsen finden sich auf dem behaarten Teil nur sehr spärlich, ganz

wie bei *A. mell.* Auf dem unbehaarten Teil münden die Drüsen auf dem vorderen zwei Dritteln. Eine ausgesprochene Häufung auf einem schmalen Streifen ist nicht wahrnehmbar. Doch münden die meisten etwa an der Grenze zwischen den beiden vorderen Dritteln. Häufig liegen die Mündungen dicht proximal von einer der stärkeren Leisten. Eine Annäherung an die Verhältnisse bei *A. mell.* ist darin zu erblicken, daß oft mehrere Mündungen dicht beieinander liegen, wir haben also Gruppen von Ausführungsgängen. Meistens ist um diese Mündungsgruppen herum das Chitin etwas weniger pigmentiert, was wir auch bei *A. mell.* fanden. Die Zahl der Drüsen ist größer als bei *A. dors.*, sie kommt der von *A. mell.* fast gleich.

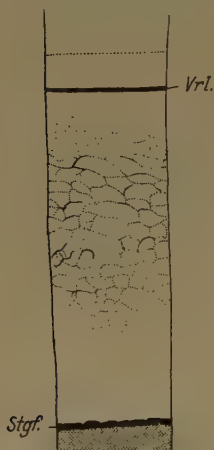


Abb. 26. *Apis florea*, Arbeiterin, Ausschnitt aus dem proximalen Teil von T. 7, Skulptur in Oberflächenansicht. Abkürzung wie in Abb. 25.

Die Intersegmentalhaut ist auf dem ersten Viertel an Tergit 7 glatt, dann treten in regelmäßiger Verteilung Spinulae auf und außerdem ist eine schwache Fältelung vorhanden, wie sie in ausgesprochener Weise bei *A. mell.* vorkommt. Die Spinulae liegen scheinbar auf den erhabenen Teilen der angedeuteten Falten. Diese Bildungen nehmen etwa die Hälfte der Intersegmentalhaut ein. Es folgt ein vollkommen glatter Teil ohne solche Spinulae-Bildung, wie sie bei *A. dors.* und bei *A. mell.* vorkommt. In der Umgebung des Vorderrandzapfens hat die Intersegmentalhaut wie bei *A. dors.*, aber in schwächerer Ausbildung, Dörnchenbesatz.

Die übrigen Tergite haben, wie erwähnt, einen sehr schmalen unbehaarten Teil. Auffallend ist nun, daß auf diesem niemals Drüsen stehen. Auf dem behaarten Teil finden sich diese nur sehr spärlich zerstreut. Eine segmentale Weiterentwicklung wie bei *Apis mellifica* fehlt also vollkommen. Eine ganz geringe Andeutung einer solchen kann man höchstens in dem Beginn eines medianen Teils der Stigmenfalte erblicken. Eine geringe Zunahme der Drüsenzahl ist auf dem zweiten und dritten Tergit zu konstatieren.

Apis indica.

Diese Biene kommt der *A. mell.* schon sehr nahe. Die Unterschiede in der Ausbildung des Duftorgans zeigt die Tabelle. Besonders auf das teilweise Auftreten der Skulptur proximal der Stigmenfalte sei hingewiesen. Ein großer Unterschied von *A. mell.* ist auch in der Behaarung vorhanden. Mit der Stigmenfalte treten hier nicht die kleinen Borstenhaare auf, sondern Fiederhaare in kleinen Alveolen, wie wir sie von weiter vorn liegenden Tergiten bei *A. mell.* beschrieben haben. Sie stehen hier bei *A. ind.* sehr dicht, decken sich ziegelartig. Auf

dem proximal der Stigmenfalte liegenden Teil stehen auch median einige winzige Borstenhaare. Dieselbe Behaarung findet sich auch auf den anderen Tergiten. Im Gegensatz zu *A. mell.* stehen auch auf dem behaarten Teil von Tergit 7 diffus Drüsen verteilt. Die Betrachtung der anderen Tergite zeigt eine ähnliche segmentale Annäherung an die Ausbildung auf Tergit 7 wie bei *A. mell.*, z. B. in der Ausbildung der Stigmenfalte. In der Drüsenverteilung ist ein Unterschied von *A. mell.* vorhanden. Die Anzahl der Drüsen nimmt oralwärts nicht so allmählich ab, sondern es stehen schon auf Tergit 6 viel weniger Drüsen als bei *A. mell.* auf demselben Tergit; die Anzahl der Drüsen auf Tergit 5 und Tergit 4 ist nur eine sehr wenig geringere als auf Tergit 6.

Apis adansonii.

Diese Art wird von FRIESE (17) als die afrikanische Abart unserer echten Honigbiene bezeichnet. Sie gleicht in ihrem Aussehen sehr der *A. ind.*, welche letztere sich biologisch schon nicht mehr von *A. mell.* unterscheidet. Es ist deshalb nicht weiter verwunderlich, daß das Duftorgan von *A. ad.* fast vollkommen dem unserer *A. mell.* gleicht. Die Gleichheit erstreckt sich bis in Kleinigkeiten. Die Behaarung auf Tergit 7 ist dieselbe, ferner die Ausbildung der Stigmenfalte. Die gleiche ist die Bildung der Bogenfalte, die Konzentration der Drüsenmündungen, die Zahl der Drüsen, die Pigmentierung, die Ausbildung der Intersegmentalhaut. Der einzige Unterschied ist der, daß proximal von der Bogenfalte die Skulptur noch deutlich bis zur Vorderrandleiste zieht. Sie besteht hier aus in der Körperquerachse sehr lang ausgezogenen Feldern, so daß sie nur aus flachen einander parallelen Leisten gebildet zu sein scheint. Ferner ist das Chitin in der Bogenfalte etwas stärker pigmentiert als bei *A. mell.* Auch die allmähliche segmentale Annäherung an Tergit 7 ist fast dieselbe wie bei *A. mell.* Eine Andeutung der Bogenfalte auf Tergit 6 fehlt jedoch.

Apis unicolor.

Die Ausbildung des Duftorgans ist fast genau dieselbe wie bei *A. mell.* Es braucht nur auf die Tabelle verwiesen zu werden.

Apis mellifica var. *ligustica.*

Diese Biene unterscheidet sich in nichts mehr von *A. mell. mell.*

In der folgenden Tabelle sind die untersuchten *Apis*-Arten miteinander verglichen, als Maßstab dient *A. mell.* Hervorgehoben sind außer geringfügigeren morphologischen Eigentümlichkeiten besonders die, die bei *A. mell.* das wesentliche in der Ausbildung des Duftorgans ausmachen.

<i>Apis mellifica</i>	<i>Apis unicolor</i>	<i>Apis adansoni</i>
Skulptur auf dem medianen unbehaarten Tergitteil reduziert bis auf einen schmalen Streifen bei den Drüsenmündungen.	Skulptur reduziert wie bei <i>Apis adansoni</i> , doch etwas schwächer ausgebildet.	Skulptur reduziert bis auf den Streifen zwischen den Drüsenmündungen und der Vorderrandleiste.
Fehlen der Pigmentierung auf dem medianen unbehaarten Teil, nur in der Bogenfalte etwas vorhanden.	Wie <i>Apis mellifica</i> .	Wie <i>Apis mellifica</i> , nur in der Bogenfalte etwas stärkere Pigmentierung.
Bogenfalte gut ausgebildet, daher Secretspeicherraum vorhanden.	Wie <i>Apis mellifica</i> .	Wie <i>Apis mellifica</i> .
Drüsenmündungen vor der Bogenfalte konzentriert, oft in Gruppen zusammen.	Wie <i>Apis mellifica</i> .	Wie <i>Apis mellifica</i> .
Fläche der Intersegmentalhaut durch Faltenbildung vergrößert.	Wie <i>Apis mellifica</i> .	Wie <i>Apis mellifica</i> .
Segmentweise Annäherung an den Bau des Duftorgans.	Wie <i>Apis mellifica</i> .	Wie <i>Apis mellifica</i> .

Diese Tabelle bedarf noch einiger Erläuterungen. Der Schnitt durch das siebente Tergit von *Apis dorsata* (Abb. 25 a) zeigt einen ganz ähnlichen Speicherraum wie *Apis mellifica*. Die individuelle Ausbildung der Skulptur zeigt aber auch, daß dieser Raum durchaus nicht immer so gut ausgebildet ist. Auf einem Schnitt durch das Duftorgan eines andern Individuums (Abb. 25 b) fehlt sogar jegliche Andeutung eines besonderen Speicherraums; es müßte hier lediglich die durch Tergit und Intersegmentalhaut gebildete Tasche als Speicher dienen. Wird dieser Raum nun tatsächlich zur Secretspeicherung benutzt? Es scheint, daß dies der Fall ist. Denn auf den Schnitten war in dem Raum eine leicht gelbliche granuliert Masse zu sehen, die, wie ihre Umrisse teilweise zeigten, der Chitinwandung dicht angelegen hatte, in ganz derselben Weise, wie ich es bei *A. mell.* einmal gefunden habe. Das Secret, daß in seiner größten Menge nicht proximal, sondern distal von der Bogenfalte abgeschieden wird, muß dann also über die Falte hinweg in den Speicherraum hineinfließen.

Gibt nun die Reihenfolge der in der Tabelle angeführten *Apis*-

<i>Apis indica</i>	<i>Apis florea</i>	<i>Apis dorsata</i>
Skulptur setzt sich proximal der Stigmenfalte auf ein Drittel des hellen Teils fort, in der Höhe des Zapfens bis an den Vorderrand.	Skulptur auf dem vorderen zwei Dritteln des unbehaarten Teils deutlich ausgebildet, z. T. mit etwas verstärkten Leisten; fehlt nur auf dem distalen Drittel.	Skulptur auf den vorderen zwei Dritteln sehr stark ausgebildet, z. T. starke Verdickung einzelner Leisten unter Reduktion anderer. Individuell stark wechselnd.
Pigmentierung wie bei <i>A. mell.</i> , aber bei der Stigmenfalte kein plötzlicher, sondern allmählicher Übergang zum unpigmentierten Teil.	Pigmentierung vorhanden, aber sehr schwach, gleichmäßig ausgebildet.	Pigmentierung stark, wenig geringer als auf dem behaarten Teil. Verdickte Leisten und Höcker sehr dunkel pigmentiert.
Wie <i>Apis mellifica</i> .	Bogenfalte nicht vorhanden.	Bogenfalte nicht typisch ausgebildet, aber Chitin sinkt, oft an verschiedenen Stellen bei verschiedenen Tieren ab; daher Speicher-raum wohl meist vorhanden aber mit verschiedenen grossem Volumen.
Wie <i>Apis mellifica</i> .	Drüsenmündungen mehr diffus verteilt, aber schon gruppenweise angeordnet.	Drüsenmündungen diffus verteilt wie <i>A. florea</i> , keine Gruppenbildung.
Wie <i>Apis mellifica</i> .	Flächenvergrößerung der Intersegmentalhaut eingeleitet durch schwache Faltenbildung und Dörnchenbesatz.	Flächenvergrößerung der Intersegmentalhaut fehlt.
Segmentweise Annäherung vorhanden, der bei <i>A. mell.</i> sehr ähnlich.	Segmentweise Annäherung fehlt.	Segmentweise Annäherung fehlt.

Arten den Entwicklungsgang des Duftorgans wieder? Sind wir überhaupt berechtigt, die Ausbildung eines Hautdrüsen-systems phylogenetisch zu verwerten? Schon in anderen Arbeiten ist darauf hingewiesen worden, daß die Ausbildung solcher Hautdrüsen in engerem Sinne also besonders solcher Komplexe von Ampullendrüsenzellen phylogenetisch von nur geringem Wert ist. Wir können auf Grund von Untersuchung anderer *Apiden* dem nur beistimmen. In der Gattung *Apis* liegt die Sache aber offenbar doch anders. Denn mit der Ausbildung lediglich der Drüsenzellen ist hier das Vorhandensein verschiedenster morphologischer Merkmale verknüpft. Vor allem aber ist auf Grund anderer Merkmale, der Mundwerkzeuge, des Sammelapparates, des Staatenlebens in der Gattung *Apis* eine eindeutig aufsteigende Reihe festgestellt: *Apis dorsata* — *florea* — *indica* — *mellifica*. Die Untersuchung hat nun ergeben, daß auch durch die Ausbildung des Duftorgans diese Reihe bestätigt wird. In diesem Falle kann also gewiß die mit dem Drüsenorgan verbundene morphologische Gestaltung phylogenetisch ausgewertet werden. Nun können wir sehr gut *Apis*

adansonii und *Apis unicolor* in die Reihe der *Apis*-Arten einordnen, wie es in der Tabelle getan wurde. In allen Punkten zeigt sich eine klare Reihe von *Apis florea* bis *Apis mellifica*. Bei *Apis florea* sind schon fast alle morphologischen Eigentümlichkeiten, die *Apis mellifica* zeigt, angedeutet, bis auf die Bogenfalte und die segmentale Annäherung. Bei *Apis indica* kommen auch diese beiden Merkmale schon hinzu, sehr typisch die Bogenfalte, weniger typisch die segmentale Annäherung. Von hier geht der Weg auch in den kleinsten Kleinigkeiten ganz deutlich.

Eine besondere Stellung nimmt in gewisser Weise *Apis dorsata* ein. Am auffallendsten ist hier die Vereinigung einerseits des Bemühens eine glatte Oberfläche zu schaffen: distaler Teil des unbehaarten Tergitteils, anderseits die Oberfläche auffallend zu vergrößern: Leistensystem des Drüsenmündungsfeldes. Es hat den Anschein als ob hier eine Sonderentwicklung eingesetzt habe, die zur Ausbildung dieses die Oberfläche vergrößernden Leistensystems führte. Anderseits ist die Intersegmentalhaut noch normal. Der Bildungsmodus ist hier also ein ganz anderer als bei *Apis mellifica*. *Apis dorsata* liegt etwas abseits, aber nicht so weit, daß eine Verbindung mit *Apis florea* unmöglich wäre. Denn auch bei *Apis florea* ist die Skulptur in der Umgebung des Drüsenfeldes besonders stark ausgebildet; und diese Tendenz geht bis *Apis mellifica* durch. Wir können uns also wohl denken, daß nicht *Apis dorsata* der *Apis florea* vorangehende Typ ist, sondern daß es einmal eine Form gab, bei der die Oberflächenvergrößerung weniger ausgebildet war, bei der die Skulptur noch fast normal war. Von ihr aus hätte sich dann nach der einen Seite *Apis florea* ausgebildet mit den ganz anderen *Apis*-Arten, nach der anderen Seite wären als Zweig für sich *Apis dorsata* ähnliche Formen entstanden.

Wenn wir solche Erwägungen anstellen, so müssen wir uns immer ihrer eingeschränkten Gültigkeit bewußt bleiben, da es sich um lauter rezente, ökologisch fest begründeter Arten handelt, nicht um Arten, über die tatsächlich der Entwicklungsgang gegangen ist.

IX. Mutmaßliche phylogenetische Entstehung des Duftorgans.

Die gewonnene Erkenntnis ist für das Verständnis, wie überhaupt das Organ sich entwickelt haben kann, welche Funktion es immer gehabt hat, von großer Bedeutung. Nach den Befunden von Mc. INDOLL lag es nahe anzunehmen, daß das Vorkommen des Duftorgans bei der Königin und bei der Arbeiterin ein Überbleibsel aus alter Zeit war. Dann wäre ursprünglich das Vorhandensein des Organs bei der Königin ein sekundäres Geschlechtsmerkmal gewesen, wie wir es noch heute bei vielen Insekten finden. Es würde dann der Anlockung des anderen Geschlechts gedient haben. Mit dem allmählichen Übergang zum sozialen Leben wären auch die Arbeiterinnen, die im Notfall noch die

Stammutter vertreten konnten, auch mit dem Organ ausgerüstet gewesen. Da aber die ursprüngliche Funktion von den Arbeiterinnen nicht mehr erfüllt zu werden brauchte, wurde es allmählich in den Dienst des sozialen Lebens gestellt, diente der Orientierung. Mit einem einfachen Funktionswechsel wäre die Sache erklärt worden. Es lag um so mehr nahe zu dieser Auffassung zu kommen als die Art der Begattung im Hochzeitsflug es wahrscheinlich macht, daß die Drohnen irgendwie geleitet werden. Und was könnte dies besser tun als ein Duftorgan, zumal VOGEL (52) festgestellt hat, daß die Fühler der Drohnen fünfmal so viele Porenplatten tragen als die der Arbeiterinnen, und nach den Untersuchungen von VOGEL sind die Porenplatten wohl mit gutem Recht als Geruchsorgane anzusehen. Beim Schwärmen könnte ebenfalls ein Duftorgan der Königin gute Dienste leisten. Auch von FRISCH (18b) trägt mit einer Anmerkung kurz diese Ansicht vor.

Durch den Nachweis, daß der Königin ein Duftorgan fehlt, ist diese Hypothese in dieser Art unmöglich geworden. Das Duftorgan kommt nur bei der Arbeiterin vor, hat hier eine ganz bestimmte, wenigstens zum Teil bekannte Funktionen zu erfüllen, die aufs engste mit dem sozialen Leben in Verbindung steht. Also wird sich das Duftorgan erst als Anpassung an das soziale Leben bei der Arbeiterin entwickelt haben. Dies steht auch im Einklang mit der Tatsache, daß nicht die Königin das eigentlich soziale Individuum im Stocke ist, sondern die Arbeiterin. Nur die letztere trägt alle sozialen Instinkte in sich, während die Königin lediglich den Eierlegeinstinkt bewahrt hat.

Der letzte Gedanke führt aber schon auf einen anderen Weg, auf dem möglicherweise ebenfalls die Lösung zu suchen ist. Die Königin von *Apis mellifica* hat sicher einen großen Teil von Instinkten verloren, die die Arbeiterinnen noch haben. Andererseits kann auch bei den Arbeiterinnen in Ausnahmefällen der Eierlegeinstinkt wieder zum Vorschein kommen. Im ursprünglichen Zustand werden also Arbeiterin und Königin einander ähnlicher gewesen sein, wird vor allem die Königin noch eine Menge von Brutpflege- und auch sozialen Instinkten gezeigt haben, wenn wir etwa ein hypothetisches Staatenwesen annehmen, daß den heutigen Hummelstaat ähnlich war. Hier lebt die Königin im Beginn der Staatenbildung noch solitär und wird erst nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen mehr und mehr lediglich zur Eierlegerin. Aber auch diese Arbeiterinnen sind noch befruchtungsfähig, sie sind keine Arbeiterinnen in morphologischer Hinsicht, sondern nur kleine Weibchen. Sie haben alle Organe der Königin nur in kleinerer Ausbildung. Den typischen Arbeiterinnen aber fehlen ganze weibliche Organe, oder diese sind rudimentär geworden. Die Hummelhilfswelchen aber legen vielleicht noch regelmäßig Eier. Da sie aber unbefruchtet sind, können sich aus ihnen nur Männchen entwickeln.

Die Ablage solcher unbefruchteten Eier wird überhaupt wohl nur von Hilfswelbchen besorgt. Es ist nun sehr gut denkbar, daß auf einem solchen Stadium, wo Königin und Arbeiterin biologisch und morphologisch noch nicht so verschieden sind, auch das Duftorgan noch bei beiden vorhanden war. Im Laufe der späteren Spezialisierung ging es der Königin dann verloren, blieb aber den Arbeiterinnen erhalten und wurde möglicherweise noch weiter ausgebildet. Man könnte dann annehmen, daß bei einer solchen hypothetischen Form das Duftorgan beider Tiere dem der oben erwähnten Zwischenform zwischen *Apis florea* und *Apis dorsata* ähnelte oder daß es wohl noch primitiver ausgebildet war. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es von Interesse, die Welbchen von *Apis dorsata* und *florea* auf das Vorhandensein eines Duftorgans oder einer ähnlichen Drüsenbildung zu untersuchen. Es könnte so ein wichtiger Fingerzeig gegeben werden. (Die große Anzahl der Porenplatten auf den Fühlern der Drohnen könnte dann eventuell als Atavismus aufgefaßt werden, braucht es aber nicht; eine andere Lösung deutet v. FRISCH [18a] an.)

Die von ARMBRUSTER (1) hervorgehobene Tatsache, daß die Hummeln größere pilzhutförmige Körper im Gehirn haben als die Bienen, also über eine größere Anzahl von Instinkten und von Assoziationsmöglichkeiten von Instinkten verfügen, stellt keinen Einwand dar gegen die Annahme, daß in der phylogenetischen Entwicklung des Bienenstaates eine dem Hummelstaat ähnliche Gemeinschaft bestanden hat. Als Staatenwesen stellt der Bienenstaat ohne Zweifel eine höhere Stufe vor als der Hummelstaat. Die Anzahl der Instinkte muß bei der Hummel, und zwar bei den Welbchen, aber aus dem Grunde größer sein, weil sie im Laufe des Lebens sowohl solitär als auch sozial leben. Die Höherentwicklung zu dem rein sozialen Bienenstaat ist also zugleich in gewissem Sinne eine Vereinfachung, die Anforderungen an das einzelne Individuum sind wegen der Arbeitsteilung geringer geworden. Zu beachten ist auch, daß wir von keinem sozialen Hymenopteron die Instinkte so genau kennen wie von der Biene, was leicht zu einem voreiligen Schluß betreffs der Organisationshöhe führen kann.

X. Ähnliche Drüsenorgane anderer Apiden.

Schon durch den Verweis auf die Staatenbildung der Hummeln war es nahe gelegt, auch diese Tiere auf das Vorhandensein eines Duftorgans zu prüfen. Ich habe deshalb auch die Hummeln untersucht und aus demselben Gesichtspunkt heraus auch *Meliponen* und *Trigonen*, soweit sie mir zur Verfügung standen. Anschließend an diese Untersuchungen wurden auch die solitären Bienen mit hinzugezogen, um zu versuchen, das gewonnene Bild einigermaßen abzuschließen und klar darzulegen. Die Untersuchungen waren zum Teil Nachuntersuchungen der von HESELHAUS (24) mitgeteilten Befunde, die mir sehr gute Anhaltspunkte geben konnten. Im folgenden sollen meine Resultate zusammengestellt werden. Es muß aber bemerkt werden, daß die

Untersuchungen noch nicht den Anspruch auf Abgeschlossenheit machen können. Dazu fehlte die Zeit; das Gebiet ist auch viel zu umfangreich und bisher zu wenig bearbeitet worden. Auch der Mangel an Material machte sich bemerkbar. Das Mecklenburger Land ist nicht gerade reich an solitären *Apiden*; besonders knapp waren mir die Männchen. Und gerade deshalb können die folgenden Mitteilungen nur vorläufigen und mehr anregenden Charakter haben. Anregen sollen sie auch besonders zu biologischen Beobachtungen. Erst aus dem morphologischen und auch biologischen Vergleich beider Geschlechter miteinander können wir Schlüsse auf die Funktion von Drüsenkomplexen ziehen.

Immerhin stehen wir nicht ganz ohne Anhaltspunkt. Von Wichtigkeit ist sicher die Lage der Drüsenkomplexe, die morphologische Ausbildung ihres Mündungsfeldes, die Menge der Drüsen. Wir sind uns aber der ganzen Unsicherheit der Schlüsse bewußt, so lange genauere biologische Beobachtungen fehlen.

Folgende Arten wurden untersucht:

<i>Trigona ruficrus</i> Latr.,	Arbeiterin
„ <i>amalthaea</i> ,	„
„ <i>bipunctata</i> Lep.,	Männchen
„ <i>langensis</i> Fr.,	Arbeiterin
<i>Melipona orbignyi</i> Guér.,	Weibchen
<i>Bombus lapidarius</i> ,	„
„ <i>variabilis</i> ,	„
„ <i>terrestris</i> ,	„ und Männchen
„ <i>agrorum</i> ,	Männchen
<i>Psithyrus vestalis</i> Fourcr.,	Weibchen und Männchen
<i>Anthophora parietina</i> F.,	„ „
<i>Macrocera dentata</i> Kl.,	„
<i>Systropha curvicornis</i> Scop.,	Weibchen
<i>Dasypoda plumipes</i> Latr.,	„
<i>Panurgus calcaratus</i> Smith,	„
<i>Andrena albicans</i> Müll.,	„
<i>Nomada lathburiana</i> K.,	„
<i>Halictus calceatus</i> Scop.,	„
<i>Sphecodes gibbus</i> L.,	„
<i>Anthidium manicatum</i> L.,	„
<i>Trachusa byssina</i> Pz.,	„
<i>Megachile maritima</i> K.,	„
<i>Coelioxys conoidea</i> Chr.,	„
<i>Osmia adunca</i> Pz.,	„
<i>Eriades truncorum</i> L.,	„
<i>Xylocopa nigrata</i> F.,	„
<i>Ceratina cyanea</i> K.,	„
<i>Colletes cunicularius</i> L.,	„
<i>Epeolus notatus</i> Chr.,	„
<i>Prosopis nigrata</i> F.,	„

Die Meliponen und Trigonen.

Die Untersuchung der *Trigona*-Arten zeigt, daß innerhalb der Gattung *Trigona* eine große Mannigfaltigkeit in der Oberflächengestaltung des Abdomens vorhanden ist, eine größere als wir sie in der Gattung *Apis* kennen gelernt haben. Dies betrifft sowohl Skulptur, als auch Behaarung, Ausbildung der Stigmenfalte und anderes mehr. Uns interessieren hier vor allem die Hautdrüsen. Auffallenderweise fehlen allen Sterniten und Tergiten der untersuchten *Trigona*-Arten jegliche Hautdrüsen. Mit derselben Methode, mit der ich bei andern *Apiden* das Vorhandensein solcher Drüsen festgestellt habe, war hier jedenfalls nichts zu finden. Eine Ausnahme machte nur *Trigona ruficus* und *amalthaea*. Bei diesen finde ich je zwei größere Drüsenkomplexe an der Intersegmentalhaut zwischen Tergit 7 und Stigmenplatte einerseits, zwischen Stigmen- und Quadratplatte anderseits. Letzteres System wird mit dem von KOSCHEWNIKOW (32b) bei *Apis*, *Bombus* und *Vespa* gefundenen System zu homologisieren sein. Diese Drüsen fehlen *Trigona bipunctata* und *langensis*.

Auch die *Melipona orbignyi* hat auf keiner Stelle des Abdomens Hautdrüsen. (Wir lassen hierbei ebenso wie bei *Apis* die Wachsdrüsen fort, sondern betrachten lediglich die Ampullendrüsenzellen. Über die Wachsdrüsen der *Meliponen* und *Trigonen* vgl. DREYLING [14a, b]).

Wenn auch diese stachellosen Bienen in der Vorstellung der Stammesgeschichte des Bienenstaates ein bemerkenswertes Bindeglied darstellen (vgl. v. BUTTEL-REEPEN 9b), ist doch schon von demselben Autor betont worden, daß *Apis* einerseits, *Meliponen* und *Trigonen* anderseits systematisch gar nichts miteinander zu tun haben, sondern ebenso wie die Hummeln einen vollkommen für sich stehenden Zweig an dem Stammbaum der *Apidae* darstellen. Aus diesem Grunde ist es nicht so sehr überraschend, daß die *Meliponen* und *Trigonen* so ganz anders auch in bezug auf Hautdrüsen aussehen als die *Apis*-Arten. Auffallend ist nur, daß einzelne Ampullendrüsenzellen vollkommen fehlen und daß die angeführten Drüsenkomplexe nicht allen Arten zukommen. Es müssen vorerst noch mehr Arten untersucht werden. Über die Funktion läßt sich nichts sagen. Der an derselben Stelle bei *Apis* liegende Drüsenkomplex soll nach dem Entdecker eine Schmierdrüse für den Stachelapparat sein. HESELHAUS (24) hält sie eher für Dufttaschen, da das Einsmieren des Stachelapparates von der alkalischen Drüse besorgt wird. Das Vorhandensein dieser Drüsen bei den stachellosen Bienen spräche eher für die Heselhaussche Ansicht, wenn auch zu betonen ist, daß die Drüsen bei *Apis mellifica* wohl keine Duftdrüsen sind.

Hummeln und Schmarotzerhummeln.

Bombus terrestris ist schon von HESELHAUS genauer auf Hautdrüsen untersucht worden. Er betont, daß derartige Ampullendrüsenzellen in großer Anzahl auf allen Abdominalsegmenten vorkommen, sowohl als einzelne Drüsen auf den Flächen der Sternite und Tergite, als auch als Drüsenhaufen an den Intersegmentalhäuten zwischen den beiden letzten Sterniten. Er findet überhaupt die meisten Drüsen auf den Sterniten. Ich kann nach meinen Untersuchungen die Angaben von HESELHAUS nur bestätigen, finde aber, daß er nicht alle Drüsensysteme gesehen hat.

Betrachten wir zuerst die einzeln auf den Flächen der Tergite und Sternite mündenden Drüsen. Die angegebenen Zahlen gelten immer für die eine Hälfte des Sternits oder Tergits.

Allgemein gilt, daß die Stigmenfalte auf Tergit 7, vollkommen fehlt oder doch nur schwach ausgebildet ist, weiter proximalwärts aber allmählich mehr herausgebildet wird und auch Tergit 3 am schärfsten hervortritt. „Proximal“ bezeichnet kurz den unbehaarten, „distal“ den behaarten Teil des Segments.

Bombus lapidarius, Weibchen.

Tergit 7: distal nichts; proximal etwa 75 Drüsenmündungen und zwar besonders median.

Tergit 6: distal nichts; proximal mindestens 225 Drüsenmündungen und zwar Häufung medianwärts vom Stigma.

Tergit 5: distal nichts; proximal 300—350 Drüsen.

Tergit 4: distal nichts; proximal etwa 400 Drüsen.

Tergit 3: proximal 30—40 Drüsen; distal: lateral-distal vom Stigma ein Feld von mehreren 100 Drüsenmündungen. Die Stigmenfalte ist hier schon vollkommen ausgebildet, teilt scharf den hellen proximalen von dem dunklen distalen Tergitteil.

Tergit 2: lateral-distal vom Stigma etwa 50 Drüsenmündungen.

Sternit 7: proximal etwa 25 Drüsen. *Sternit 4*: proximal etwa 60 Drüsen.

Sternit 6: proximal ca. 100 Drüsen. *Sternit 3*: proximal 100—120 Drüsen.

Sternit 5: proximal ca. 60 Drüsen.

Die Drüsen stehen auf den Sterniten, wie auch HESELHAUS angibt, median meist dünner.

Bombus variabilis, Arbeiterin.

Tergit 7: distal nichts; proximal 5 Drüsen.

Tergit 6: „ nichts; „ 3 „

Tergit 5: „ nichts; „ 6 „

Tergit 4: distal: lateral-distal vom Stigma etwa 30 Drüsen; proximal 6 Drüsen.

Tergit 3: distal: an derselben Stelle wie auf Tergit 4 mindestens 6—700 Drüsen; proximal 33 Drüsen.

Tergit 2: distal vom Stigma 100—200 Drüsen.

Sternit 7: proximal etwa 10 Drüsen.

Sternit 6: proximal 30 Drüsen
 Sternit 5: „ nichts „
 Sternit 4: „ etwa 25 „
 Sternit 3 und Sternit 2 nichts Drüsen.

Bombus terrestris, Weibchen.

Tergit 7: nichts.
 Tergit 6: proximal 10 Drüsen.
 Tergit 5: „ 17 „
 Tergit 4: „ 35 Drüsen; distal: lateral-distal vom Stigma etwa 60 Drüsen.

Tergit 3: proximal 2 Gruppen.

a) median vom Stigma 25 Drüsen.

b) proximal und lateral vom Stigma 17 Drüsen; distal: an derselben Stelle wie auf Tergit 4 mehrere 100 Drüsen.

Tergit 2: distal vom Stigma etwa 60 Drüsen.

Außerdem die auch von HESELHAUS erwähnten Drüsenhaufen: an der Intersegmentalhaut von Tergit 7 zu Tergit 6 mündet ein Drüsenkomplex in der Nähe des Vorderrandzapfens von Tergit 7, ebenso ein geringerer Drüsenkomplex am Vorderrandzapfen von Tergit 6. HESELHAUS zeichnet diese beiden Systeme bei den Intersegmentalhäuten der Sternite ein; er hat damit nicht unrecht, weil gerade hier Sternit und Tergit übereinander liegen. Wenn man aber Sternit und Tergit eines Ringes voneinander trennt, bleibt das Drüsensystem meistens an der Intersegmentalhaut des Tergits hängen, da es dem Vorderrandzapfen des Tergits näher mündet als dem Zapfen des Sternits.

Sternit 7: proximal 15 Drüsen.

Sternit 6: „ etwa 45 Drüsen.

Sternit 5: „ „ 45—50 Drüsen.

Sternit 4: „ „ 50 Drüsen.

Sternit 3: nichts.

Bombus terrestris, Männchen.

Tergit 7: proximal 27 Drüsen.

Tergit 6: „ 30 „

Tergit 5: „ 15 „

Tergit 4: „ 35 Drüsen, wie beim Weibchen in zwei Gruppen.

Distal: lateral-distal vom Stigma 15 Drüsen.

Tergit 3: proximal 2 Gruppen wie beim Weibchen:

a) median vom Stigma 50 Drüsen;

b) lateral vom Stigma etwa 25 Drüsen; distal: wie Weibchen starkes Drüsenfeld lateral-distal vom Stigma.

Tergit 2: wie Weibchen.

Außerdem an der Intersegmentalhaut am Vorderrandzapfen von Tergit 7 und Tergit 6 je ein Drüsenfeld wie beim Weibchen.

Sternit 7: proximal 21 Drüsen.

Sternit 6: „ 25 „

Sternit 5: „ 40 „

Sternit 4: „ 40 „

Sternit 3: „ 45 „

Bombus agrorum, Männchen.

Tergit 8: nichts.

Tergit 7: proximal 10 Drüsen.

Tergit 6: „ 22 „

- Tergit 5: proximal etwa 30 Drüsen.
 Tergit 4: „ „ 45 Drüsen; distal: lateral-distal vom Stigma etwa 100 Drüsen.
 Tergit 3: proximal etwa 15 Drüsen; distal vom Stigma große Menge.
 Sternit 8: nichts.
 Sternit 7: proximal 28 Drüsen.
 Sternit 6: „ 20 „
 Sternit 5: „ 15 „
 Sternit 4: „ 5 „
 Sternit 3: nichts.

Psithyrus vestalis, Weibchen.

- Tergit 7: nichts.
 Tergit 6: proximal 25—30 Drüsen.
 Tergit 5: „ 20 „
 Tergit 4: „ 20 Drüsen; distal: nichts.
 Tergit 3: „ 22 Drüsen; distal: lateral-distal vom Stigma 150 bis 180 Drüsen.
 Tergit 2: lateral-distal vom Stigma etwa 20 Drüsen.
 Sternit 7: proximal 2 Drüsen.
 Sternit 6: „ 35—40 „
 Sternit 5: „ 45 „
 Sternit 4: „ etwa 30 „
 Sternit 3 und Sternit 2: nichts.

Psithyrus vestalis, Männchen.

- Tergit 7: nichts.
 Tergit 6: proximal: lateral 21 Drüsen, median 7 Drüsen.
 Tergit 5: „ „ 15 „ „ 8 „
 Tergit 4: wie Tergit 5.
 Tergit 3: proximal nichts; distal am Stigma wie Weibchen.
 Tergit 2: nichts.
 Sternit 7 bis 4: proximal 10 Drüsen.
 Sternit 3: etwa 7 Drüsen.
 Sternit 2: nichts.

Der achte Abdominalring ist schon stark rückgebildet. Das Tergit dieses Ringes trägt median etwa 75 Drüsenmündungen. Die Ausführungsgänge dieser Drüsen zeichnen sich durch eine außerordentliche Länge und durch ihren an der Mündung vergrößerten Durchmesser aus. Das Lumen nimmt hier um das Zweifache zu.

Für die Drüsenverteilung auf den Sterniten ist zu bemerken, daß die Drüsen stets distal vom Vorderrandzapfen gehäuft sind.

Auch bei *Psithyrus vestalis* Weibchen sind die Koschevnikowschen Drüsen an derselben Stelle wie bei *Bombus* vorhanden.

Im großen und ganzen herrscht also bei den untersuchten Arten Übereinstimmung in der Verteilung der Drüsen. Sie stehen regelmäßig — ausgenommen stets Tergit 4 und Tergit 3 — auf dem proximalen Teil der Körperringe, also dort, wo die Ringe übereinander liegen. Sie liegen ferner hier nicht regelmäßig verteilt, sondern meist in der Nähe der Vorderrandzapfen sowohl der Tergite als der Sternite gehäuft, d. h. an der Stelle, an der die Reibung der Körperringe aneinander wahr-

scheinlich am größten ist. Wir werden nicht fehlgehen in der Annahme, daß es sich hier um Schmierdrüsen handelt.

Eine Sonderstellung in ihrer Lage nehmen die besonders auf dem dritten Tergit sowohl bei Männchen als bei Weibchen lateral-distal vom Stigma liegenden großen Drüsenkomplexe ein, die der Beobachtung von HESELHAUS entgangen sind. Die Skulptur ist an dieser Stelle durchweg schwach ausgebildet, die Behaarung dünner als auf der übrigen Tergitfläche. Die Haare selbst aber sind lang und bedornt. Die Mächtigkeit dieses Drüsenfeldes ist bei den untersuchten *Bombus*-arten gleich. Ebenso ist hervorzuheben, daß das Feld nie plötzlich auf Tergit 3 auftritt, sondern daß an der entsprechenden Stelle der angrenzenden Tergite stets ebenfalls, wenn auch viel weniger Drüsen vorhanden sind. Über die Funktion können wir bisher nicht aussagen, da jegliche biologische Beobachtungen fehlen.

Unter den untersuchten Arten nimmt *Bombus terrestris* noch durch das Vorhandensein der Drüsenkomplexe an der Intersegmentalhaut zwischen Tergit 5 und Tergit 6, Tergit 6 und Tergit 7 eine besondere Stellung ein. HESELHAUS hat anscheinbar nur diese Art untersucht und schreibt diesen Drüsenkomplex allgemein der Gattung *Bombus* zu. Dies ist demnach nicht zutreffend. Der Komplex ist zwar nicht sehr groß, besteht aus etwa 25 Drüsengängen, aber sein sporadisches Vorkommen bei dieser Art ist dennoch sehr bemerkenswert, zumal zugleich damit auch eine Veränderung der Intersegmentalhaut vor sich gegangen ist. Denn in der Umgebung der Mündung, bis in die Nähe des Vorderrandzapfens des entsprechenden Sternits ist die Gelenkmembran dicht mit meist ziemlich langen und zarten Spinulae besetzt. Die Hauptbedeutung eines solchen Besatzes möchte ich in der Oberflächenvergrößerung sehen. Offenbar soll das Secret über eine größere Oberfläche ergossen werden, d. h. sicherlich leichter verdunsten können. Zu dieser Ansicht bin ich deshalb gekommen, weil ich auch noch bei solitären Bienen öfters ähnliche Drüsenkomplexe gefunden habe, und weil das Mündungsfeld auch dort fast immer dicht mit Spinulae besetzt ist. Ich werde später noch mehrere solche Fälle erwähnen. Nach dieser Annahme wäre es gut denkbar, daß wir hier ein Duftdrüsenpaket vor uns haben. Bevor aber Endgültiges gesagt werden kann, müssen noch mehr *Bombus*-arten untersucht sein und muß die geäußerte Ansicht biologisch erst noch gestützt werden.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß der Spinulaebesatz der Intersegmentalhaut hier wie bei anderen solitären Apiden auch ohne Drüsen vorkommen kann. Ich erwähne die Intersegmentalhaut in der Umgebung des Vorderrandzapfens von Tergit 5 bei *Bombus terrestris*-Männchen, die dicht mit Spinulae besetzt ist, ohne daß Drüsen vorhanden sind.

Ein Vergleich von *Bombus* und *Psithyrus* ergibt, daß beide sich in der Ausbildung des abdominalen Hautdrüsensystems noch durchweg

gleichen. Die größte Änderung besteht in der bedeutend geringeren Anzahl der Drüsen am Stigma von Tergit 3 bei *Psithyrus*. Eine Auswertung dieses Befundes ist bislang unmöglich.

Im Vergleich zu den Drüsenverhältnissen bei *Apis* ergibt sich, genau wie bei den *Meliponen* und *Trigonen*, daß auch hier bei *Bombus* ein ganz anderes Drüsensystem ausgebildet ist wie bei *Apis*. Alle drei Gruppen der sozialen *Apiden* sind, wie im System, so auch in der Ausbildung der Hautdrüsen sehr weit voneinander entfernt. Wenn auch die biologischen Verhältnisse eine gewisse aufsteigende Linie zeigen, kann in unserer Betrachtung von einer phylogenetischen Auswertung keine Rede sein.

Die solitären Apiden.

Wir geben im folgenden zuerst lediglich die Beobachtungsergebnisse. Die Reihenfolge in der Aufzählung der Arten ist durch die wahrscheinliche natürliche Verwandtschaft gegeben, wie sie in dem Stammbaum etwa von FRIESE (17) und in der Arbeit von ARMBRUSTER (1) hervortritt.

Anthophora parietina, Weibchen.

Tergit 7: proximal 10—15 Drüsen vor dem Stigma.

Tergit 6: ebenso, etwas mehr Drüsen.

Tergit 5: wie Tergit 6.

Tergit 4: wie Tergit 6.

Tergit 3: An derselben Stelle weniger Drüsen, außerdem einige distal vom Stigma.

Tergit 2: Scheinbar nur wenige Drüsen in der Nähe des Stigmas.

Sternit 7: Nur an der Intersegmentalhaut seitlich vom Vorderrandzapfen ein geringes Drüsenbüschel.

Sternit 6: An derselben Stelle der Intersegmentalhaut stärkeres Drüsenbüschel; außerdem proximal vereinzelte Drüsenmündungen.

Sternit 5: An der Intersegmentalhaut noch stärkeres Drüsenbüschel; proximal wie vorher.

Sternit 4: An der Intersegmentalhaut keine Drüsen; proximal wie vorher.

Sternit 3 und Sternit 2: nichts.

Anthophora parietina, Männchen.

Tergit 8: etwa 7 Mündungen seitlich vom Stigma.

Tergit 7 bis Tergit 2: nichts.

Sehr bemerkenswert ist hier das Vorhandensein der sternalen Drüsenkomplexe nur beim Weibchen (Abb. 27). In der Ausbildung der Drüsen ist zu beachten, daß die Mündungen, sehr ähnlich wie bei den Koschevnikowschen Drüsen bei *Apis*, in einer besonderen Aussackung der Intersegmentalhaut liegen, wie aus der Abbildung deutlich hervorgeht. In der weiteren Umgebung der Mündungen ist die Intersegmentalhaut reich mit Spinulae besetzt. Diese stehen hier nicht einzeln, sondern wie ein Kamm auf einer leistenartigen Erhebung zu mehreren nebeneinander. In dieser Anordnung treten sie auch bei anderen Apiden häufiger auf. Dieser Spinulaebesatz findet sich nur beim Weibchen an den Intersegmentalhäuten, an denen die Drüsen vorkommen. Sie stehen also wohl in irgendeinem Zusammenhang damit und dienen wahrscheinlich, wie auch bei *Bombus terrestris*, der Oberflächenvergrößerung. In Anbetracht dieser mor-

phologischen Eigentümlichkeit und ihres Vorkommens nur bei einem Geschlecht möchte ich sie für Duftdrüsen halten. HESELHAUS, der *Anthophora* auch untersucht hat, erwähnt diesen Drüsenkomplex nicht.

Macrocera dentata, Weibchen.

Auf den Tergiten stehen proximal keine Drüsen. Die Tergite sind durch eine weiße Binde ausgezeichnet, die median quer über das Mittelfeld läuft. Diese Binde kommt vor auf Tergit 6 bis Tergit 3. Sie wird von SCHMIEDEKNECHT kurz als aus Haaren oder Filz gebildet erwähnt. FRIESE sagt über ihre Natur nichts. Es zeigt sich aber, daß diese Binde von einer dicken Schicht einer hellen, bröckeligen Substanz gebildet wird, die zwischen feinen gefiederten Haaren abgelagert ist. Die Substanz macht einen wachsartigen Eindruck, löst sich aber auch in 24 Stunden gar nicht in Äther. Löst man die Schicht mit einer Nadel

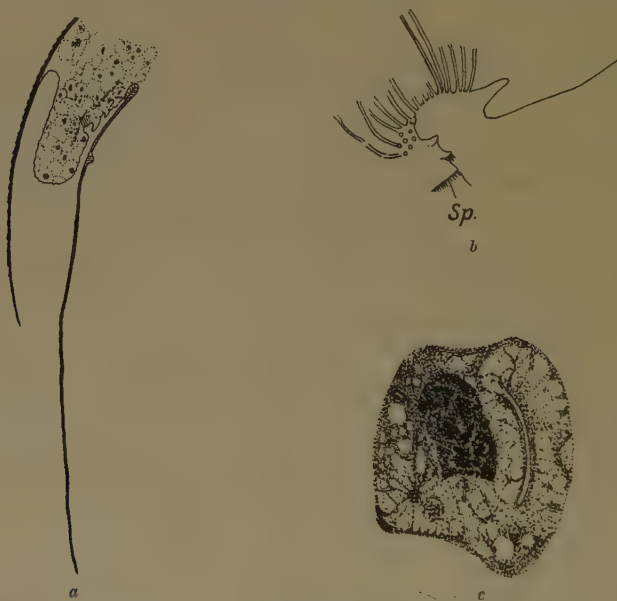


Abb. 27. *Anthophora parietina*, Weibchen, Schnitte durch einen sternalen Drüsenhaufen, a) Gesamtbild, b) Mündungen der Drüsen, c) eine Drüsenzelle, Sp. = Spinulae.

ab, so sieht man auf dem glatten, skulpturlosen Chitin die hellen Haarbälge und eine sehr deutliche Kantensecretion. Unter den lateralen Teilen dieser Schicht scheinen auch einige Intrazellen zu münden.

Auf einem nicht mit Diaphanol behandelten Schnitt ist die betreffende Schicht fortgelöst. Eine besondere Struktur des Chitins habe ich nicht bemerkt. Doch scheint eine Grenzlamelle vorhanden zu sein; denn an der Oberfläche hatte sich an manchen Stellen eine ganz dünne Schicht losgelöst und erschien dann als stark lichtbrechendes helles Fädchen.

Für die Sternite gilt:

Sternit 7: nichts.

Sternit 6: proximal-lateral wenige Drüsen.

Sternit 5: Wie vorher etwa 30 Drüsen.

Sternit 4: „ „ „ 40 „

Sternit 3: proximal: mehr als vorher, aber diffus zerstreut; Mündungen stehen manchmal in Gruppen zu drei und vier zusammen.

Sternit 2: proximal-lateral kleines Drüsenfeld.

Systropha curvicornis, Weibchen.

Tergit 7: nichts.

Tergit 6 bis Tergit 3: Einige diffus verteilte Drüsen. Auf den Sterniten keine Drüsen.

Dasypoda plumipes, Weibchen.

Tergit 7: distal: keine Drüsen. Proximal: Die vordere Hälfte dieses unbehaarten Tergitteiles trägt ein großes Drüsenfeld von mehreren 100 Drüsen. Die Zahl ist noch größer als bei *Apis mellifica*. Es ist ein Unterschied in der Bildung der Mündungen gegenüber fast allen untersuchten Formen vorhanden: die Mündungen erscheinen hier als verhältnismäßig große helle Punkte, wie kleine Haarbälge, und erst bei tieferer Einstellung werden die hier nicht sehr langen Drüsenkanäle sichtbar. Sie durchsetzen das Chitin scheinbar fast senkrecht. Sonst sind die Drüsen immer gerade daran zu kennen, daß der Kanal das Körperchitin schräg durchbricht. Zwischen den einzelnen Mündungen stehen vereinzelte kleine Dornenhaare. Die Intersegmentalhaut ist in der Breite zwischen den beiden Vorderrandzapfen dicht mit langen haarartigen Spinulae besetzt, die auch hier, wie bei *Anthophora*, zu mehreren in einer Reihe nebeneinander stehen. Daß gerade hier, wo der Drüsenkomplex sich quer über den ganzen Vorderrand erstreckt, auch die Intersegmentalhaut in dieser Ausdehnung Dornenbesatz zeigt, bestätigt sehr schön die bei *Bombus* und *Anthophora* hierüber geäußerte Ansicht. Ich spreche daher auch dies Drüsensystem als Duftorgan an.

Tergit 6: proximal nur ganz wenige Drüsen in der Nähe des Vorderrandzapfens; Intersegmentalhaut ohne Spinulaebesatz.

Tergit 5 bis Tergit 3: wie Tergit 6.

Sternit 7: nichts.

Sternit 6: proximal: median vom Vorderrandzapfen 150—200 Drüsenmündungen. Intersegmentalhaut mit feinen, immer zu mehreren in einer Reihe stehenden Höckern, als ob die Dornen, die sonst immer in dieser Anordnung stehen, verkümmert wären.

Sternit 5 und Sternit 4: wie Sternit 6.

Sternit 3: proximal: wenige diffus verteilte Drüsen.

Panurgus calcaratus, Weibchen.

Tergit 7 und Tergit 6: nichts.

Tergit 5: diffus verteilte Drüsen auf dem behaarten Teil.

Tergit 4 bis Tergit 2: wie Tergit 5.

Auf den Sterniten keine Drüsen.

Andrena albicans, Weibchen.

An den Tergiten keine Drüsen. Auf der Fläche der Sternite auch nicht. Aber am Vorderrandzapfen des sechsten, fünften und vierten Sternits liegt je ein Drüsensäckchen. Die Größe ist auf allen Segmenten die gleiche. HESELHAUS beschreibt sie als Segmentaldrüsensäckchen; sie liegen nach seiner Mitteilung am Vorderrandzapfen der mittleren Tergite der Andrenenweibchen. Es dürfte sich bei HESELHAUS um eine Verwechslung handeln. Der Lage nach gehören die Säckchen eindeutig zu den Sterniten, sie münden direkt über dem sternalen Vorderrandzapfen. Trennt man Sternit und Tergit voneinander, so bleibt das Säckchen stets am Sternit hängen. In der Arbeit von HESELHAUS sind auch

einige Schnittbilder durch diese Drüsensäckchen abgebildet. Es handelt sich um einen komplizierteren Drüsentyp. Die Drüsenzellen liegen der Wand des Säckchens dicht auf, ihr Secret ergießt sich durch einen kurzen Ausführungskanal in das Lumen des Säckchens, das also einen ausgezeichneten Speicherraum vorstellt. Die Drüsenzellen scheinen nach der Abbildung von HESELHAUS von einer Basalmembran umfaßt zu sein, eine Bildung, wie ich sie sonst bei den untersuchten Drüsenkomplexen nicht gefunden habe. Das Secret gibt HESELHAUS als eiweiß-, nicht als fetthaltig an. Die Intersegmentalhaut in der Umgebung der Mündung ist nicht mit Dörnchen besetzt.

Andrena, Männchen.

Hat nach HESELHAUS an der Basis des dritten Tergits zwei Drüsenhaufen, die möglicherweise als Duftdrüsen gelten könnten.

Nomada lathburiana, Weibchen.

Tergit 7: nichts.

Tergit 6: diffus verteilte Drüsen median quer über den behaarten Teil.

Tergit 5 und Tergit 4: wie Tergit 6.

Tergit 3: nichts.

Sternit 7: nichts.

Sternit 6: auf der Fläche des Sternits nichts; an der Intersegmentalhaut am Vorderrandzapfen wenig Drüsen. Intersegmentalhaut ohne Dörnchenbesatz.

Sternit 5: wie vorher, aber bedeutend mehr Drüsen an der Intersegmentalhaut; diese ebenfalls ohne Dörnchenbesatz.

Sternit 4 und Sternit 3: nichts.

Halictus calceatus, Weibchen.

Tergit 7: proximal wenige Drüsen.

Tergit 6 bis Tergit 4: wie Tergit 7.

Tergit 3: proximal eine geringe Drüsenhäufung.

Sternit 7: nichts.

Sternit 6: Wenige Drüsen diffus zerstreut.

Sternit 5: proximal geringe Häufung von Drüsen.

Sternit 4 und Sternit 3: nichts.

Sphecodes gibbus, Weibchen.

Tergit 7: proximal etwa 40 Drüsen.

Tergit 6: proximal etwas weniger Drüsen; distal wenige diffus zerstreute Drüsen.

Tergit 5: proximal wie vorher, distal etwas mehr diffus zerstreute Drüsen.

Tergit 4: wie Tergit 5.

Tergit 3: proximal wie vorher, distal diffuse Drüsen zahlreicher.

Tergit 2: zahlreiche diffus zerstreute Drüsen.

Sternit 7 bis Sternit 4: proximal am Vorderrandzapfen etwa 10 Drüsen, die durch die außerordentliche Länge der Ausführungsgänge auffallen, die 0,25—0,30 mm beträgt.

Sternit 3: proximal keine Drüsen; distal einige diffuse Drüsen.

Sternit 2: nichts.

Anthidium manicatum, Weibchen.

Weder auf der Fläche der Tergite, noch auf der der Sternite stehen Drüsen. Nur am letzten Sternit findet sich der schon von HESELHAUS beschriebene große Drüsenkomplex. Ich kann zur genaueren Orientierung auf die dortigen Dar-

stellungen und Abbildungen verweisen. Die Intersegmentalhaut trägt auch dort, wo keine Drüsen mehr münden, reichen Spinulaebesatz.

Trachusa byssina, Weibchen.

Auf keinem Tergit und Sternit Drüsen.

Megachile maritima, Weibchen.

Keine Drüsen.

Coelioxys conoidea, Weibchen.

Keine Drüsen.

Osmia adunca, Weibchen.

Tergit 7: nichts.

Tergit 6: distal scheinbar einige diffus zerstreute Drüsen.

Tergit 5: wie Tergit 6.

Tergit 4: proximal-lateral wenige Drüsen.

Tergit 3 und Tergit 2: nichts.

Sternit 7: proximal-lateral etwa 25 Mündungen; Intersegmentalhaut mit Dörnchenbesatz.

Sternit 6: proximal-median wenige Drüsen.

Sternit 5: Weniger Drüsen als Sternit 6.

Sternit 4: proximal-median: stärkeres Drüsenfeld; mehrere Drüsenmündungen sind wie bei *Apis mellifica* oft durch einen hellen Hof zusammengefaßt.

Sternit 3 und Sternit 2: nichts.

HESELHAUS teilt dem Weibchen von *Osmia* nur „einige Kanäle an den Wachsplatten“ zu. Immerhin ist jedoch das Drüsenfeld auf Sternit 4 ganz ausgesprochen. Über *Osmia*-Männchen berichtet er: „paariger Drüsenhaufen auf Intersegment des sechsten Sternits“. Also liegt auch hier scheinbar ein Geschlechtsdimorphismus in der Drüsenverteilung vor.

Eriades truncorum, Weibchen.

Keine Drüsen.

Xylocopa nigrita, Weibchen.

Tergit 7: proximal wenige Drüsen.

Tergit 6: proximal wenige Drüsen, die Vorderrandleiste durchsetzend.

Tergit 5: proximal nichts; distal: auf dem hinteren seitlichen Teil diffus verteilte Drüsen.

Tergit 4: wie Tergit 5, aber distal mehr Drüsen.

Tergit 3: wie Tergit 4, noch mehr Drüsen.

Tergit 2: geringe Anzahl von Drüsen.

Sternit 7: proximal-lateral etwa 60 Drüsen.

Sternit 6: proximal: an zwei Stellen Häufung:

a) lateral, weniger als auf Sternit 7.

b) median bedeutend mehr Drüsen als lateral, starke Häufung am ganzen medianen Vorderrand. Intersegmentalhaut ist mit feinen Dornen besetzt.

Sternit 5: proximal-median großes Drüsenfeld mit mehreren 100 Drüsen; die Mündungen stehen oft zu mehreren nebeneinander. Intersegmentalhaut mit haarartigen langen Dornen und kleinen knopfartigen Höckern.

Sternit 4: Noch mehr Drüsen als auf Sternit 5.

Sternit 3: Wie Sternit 5, aber Zahl der Drüsen bedeutend geringer.

Sternit 2: diffus zerstreute Drüsen.

Auch HESELHAUS hat *Xylocopa*-Weibchen untersucht, welche Art, teilt er nicht mit. Sein Befund ist ähnlich, stimmt aber nicht mit meinem überein.

Er nennt größere Drüsensysteme auf Sternit 7 bis Sternit 5, während die größte Drüsenmenge bei meinem Individuum auf Sternit 6 bis Sternit 4 liegt. Es ist sehr leicht möglich, daß es sich hier um einen Artunterschied handelt.

Ceratina cyanea, Weibchen.

Tergit 7 bis Tergit 3: proximal auf jedem etwa 10 Drüsen.

Sternit 7 bis Sternit 3: Wie bei den Tergiten.

Colletes cunicularius, Weibchen.

Tergit 7: proximal nur an der Grenze zwischen der Intersegmentalhaut und dem eigentlichen Tergit (durch Färbung mit Kongorot leicht feststellbar) einige wenige Drüsen.

Tergit 6 und Tergit 5: wie Tergit 7.

Tergit 4: wie Tergit 7; distal: einige Drüsen distal vom Stigma.

Tergit 3: proximal wie Tergit 7; distal: viele Drüsen distal vom Stigma.

Tergit 2: distal noch mehr Drüsen als auf Tergit 3.

Sternit 7: Auf der Sternitfläche nichts, aber sehr starkes Drüsensystem am Vorderrandzapfen. Intersegmentalhaut ohne Dörnchenbesatz.

Sternit 6: wie Sternit 7.

Sternit 5: An der Intersegmentalhaut am Vorderrandzapfen weniger Drüsen; außerdem proximal sechs Drüsen direkt distal vom Vorderrandzapfen.

Sternit 4: An der Intersegmentalhaut nur noch sehr wenige Drüsen, sonst wie Sternit 5.

Sternit 3: Noch weniger Drüsen als Sternit 4.

Epeolus notatus, Weibchen.

Auf den Tergiten keine Drüsen.

Sternit 7 und Sternit 6: nichts.

Sternit 5: proximal: distal vom Vorderrandzapfen einzelne Drüsen.

Sternit 4: wie Sternit 5.

Sternit 3: nichts.

Prosopis nigrita, Weibchen.

Tergit 7 und Tergit 6: nichts.

Tergit 5 und Tergit 4: Nur ganz vereinzelt Drüsen.

Tergit 3: nichts.

Sternit 7: nichts.

Sternit 6: Auf der Fläche nichts; an der Intersegmentalhaut am Vorderrandzapfen ein mittelstarkes Drüsenbüschel; Intersegmentalhaut mit Dörnchenbesatz.

Sternit 5: wie Sternit 6, aber kleineres Drüsenbüschel.

Sternit 4: wie Sternit 5, aber kleineres Drüsenbüschel.

Sternit 3: nichts.

Prosopis ist bekannt als eine Biene, die einen sehr starken, melissenartigen Duft ausströmen läßt. Die Annahme dürfte nicht verkehrt sein, in diesen intersegmentalen Drüsenpaketen Duftdrüsen zu sehen, zumal auch hier wieder der oberflächenvergrößernde Spinulaebesatz auftritt.

Was für Schlüsse sind aus diesen Befunden zu ziehen?

Obleich wir schon oben erwähnten, daß die Beobachtungen dringender Vervollkommnung bedürfen, kann doch einiges Allgemeine gesagt werden. HESELHAUS schreibt: „die erwähnten Beobachtungen

greifen Spezialfälle aus einem ausgedehnten und weitverbreiteten Hautdrüsensystem heraus. Es handelt sich um einzellige Hautdrüsenzellen, typische Intrazellen, die auf Segmenten und Intersegmenten an allen Körperteilen vorkommen können.“ Diese Ansicht von einem allgemein verbreiteten Hautdrüsensystem wird durch meine Beobachtungen in jeder Weise bestätigt. Fast alle untersuchten Formen tragen auf ihrem Abdomen Ampullendrüsenzellen in mehr oder minder großer Anzahl. Auch *Apis* fällt mit ihrem Duftorgan nicht durch übermäßig hohe Ausbildung aus der Reihe; das Organ zeichnet sich vor allen anderen bisher gefundenen Drüsensystemen nur durch eine besondere morphologische Ausbildung des siebenten Tergits aus. Sonst muß man aber sagen, daß etwa ein Drüsensystem, wie es an Sternit 7 von *Anthidium manicatum* Weibchen vorkommt, oder wie es die Drüsen-säckchen der Andrenenweibchen tragen, in mancher Beziehung vollkommener ausgebildet ist.

Wenn das Hautdrüsensystem auch sehr weit verbreitet ist, habe ich doch einige Formen gefunden, die ohne jede Drüse waren. Da sich die Untersuchungen aber nur auf das Abdomen erstrecken, können auf anderen Körperteilen noch Drüsen gefunden werden. Auch der Stachelapparat konnte nicht immer genau durchsucht werden. Schon HESELHAUS erwähnt, daß vielleicht die Stirnseitendrüsen der *Andrenen* oder die Postgenaldrüsen von *Anthidium* mit in den Bereich des genannten Hautdrüsensystems zu ziehen sind.

Es ist ferner von ausschlaggebender Bedeutung, daß fast so viele Verteilungsfälle verwirklicht sind, wie Arten untersucht sind. Die Mannigfaltigkeit ist sehr groß. Immerhin können wir feststellen, daß bestimmte Stellen des Abdomens in dem Besatz mit Drüsen bevorzugt sind. Wenn nur wenige Drüsen vorhanden sind, stehen diese fast immer nur auf den proximalen Teilen der Körperringe, und auch hier sind nicht alle, sondern meist die seitlichen Partien der Tergite oder Sternite in der Umgebung der Vorderrandzapfen bevorzugt. Dasselbe, was wir oben schon für *Bombus* speziell hervorgehoben haben, hat also auch allgemeine Gültigkeit. Es wird sich hier in den meisten Fällen um Schmierdrüsen handeln. Auch bei Auftreten von mehr Drüsen ist meist die proximale Region der Segmente bevorzugt. Ich erinnere an die Fälle: *Dasypoda*, *Apis*. Wenn auch auf dem distalen, behaarten Teil viele Drüsen liegen, ist die Häufung gern in der lateralen Region dicht distal am Stigma, z. B. *Bombus*, *Colletes*. Auch wenn nur wenige Drüsen vorhanden sind, liegen sie manchmal gerade an dieser Stelle.

Außer auf den Flächen der Tergite und Sternite sind auch auf den Intersegmentalhäuten oft Drüsenmündungen. Abgesehen von dem vereinzelt dastehenden Fall von *Colletes*, wo auf Tergit 7 bis Tergit 4 median direkt an der Grenze zwischen dem Tergit und der Intersegmenten-

talhaut Drüsen münden, liegen die Mündungen fast stets in der Nähe des sternalen Vorderrandzapfens. Eine Ausnahme machen nur die am Vorderrandzapfen der Tergite mündenden Segmentalsäckchen der *Andrenen*-Weibchen. Als Beispiel sei genannt: *Prosopis*, *Colletes*, *Anthidium*, *Nomada*, *Anthophora*.

Ein Vergleich zwischen Tergiten und Sterniten zeigt, daß bei der Besetzung mit Drüsen im ganzen die Sternite bevorzugt sind. Folgende Tabelle enthält die Arten, die dorsal oder ventral eine besonders starke Drüsenentwicklung aufweisen.

Starker dorsaler	ventraler Drüsenbesatz
<i>Colletes</i>	<i>Prosopis</i>
<i>Dasypoda</i>	<i>Colletes</i>
<i>Bombus</i>	<i>Xylocopa</i>
<i>Apis</i>	<i>Osmia</i>
	<i>Anthidium</i>
	<i>Nomada</i>
	<i>Andrena</i>
	<i>Anthophora</i> .

Aus der folgenden Tabelle ist ersichtlich, welche Abdominalringe in der Drüsenausstattung besonders bevorzugt sind:

Körperring	2	3	4	5	6	7
	<i>Bombus</i>	<i>Xylocopa</i>	<i>Prosopis</i>	<i>Colletes</i>	<i>Dasypoda</i>	
	<i>Colletes</i>	<i>Osmia</i>	<i>Xylocopa</i>	<i>Prosopis</i>	<i>Anthidium</i>	
		<i>Andrena</i>	<i>Nomada</i>	<i>Nomada</i>	<i>Colletes</i>	
			<i>Andrena</i>	<i>Andrena</i>	<i>Apis</i>	
			<i>Anthophora</i>	<i>Anthophora</i>		

Sie zeigt, daß die drei letzten Körpersegmente gegenüber den drei vorderen bevorzugt sind. Die Erklärung dürfte in der größeren Beweglichkeit dieser Ringe zu suchen sein. Die Verteilung wäre ohne weiteres verständlich, wenn es sich lediglich um Schmierdrüsen handelte. Aber bei den sporadisch auftretenden größeren Systemen, die gerade wegen dieses sporadischen Auftretens und auch aus anderen Gründen — Spinulae besatz der Intersegmentalhaut, einseitiges Bevorzugen einzelner Sternite oder Tergite — kaum für Schmierdrüsen, sondern in vielen Fällen wohl für Duftdrüsen gehalten werden können, ist diese Bevorzugung der letzten Segmente erklärlich. Denn bei der leichteren Beweglichkeit kann der in den Falten der Intersegmentalhäute gespeicherte Duftstoff leichter der Luft zur Verdunstung ausgesetzt werden.

Schon bei *Apis* war darauf hingewiesen, daß der starke Drüsen-

besatz auf Tergit 7 nicht plötzlich auftritt, sondern daß eine segmentweise Annäherung an diese Verhältnisse statthat. Dies scheint nun überhaupt ein allgemeines Gesetz zu sein. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei fast allen Arten, die in einem Segment eine starke Drüsenentwicklung zeigen, z. B. *Bombus*, *Anthophora*, *Andrena* (wo sich die Säckchen an Größe einigermaßen gleichen), *Nomada*, *Xylocopa*, *Colletes*, *Prosopis*. Die Erklärung hierfür dürfte nicht schwierig sein. Mit dem segmentalen Aufbau der Insekten ist schon gegeben, daß gewisse Organe segmentweise ausgebildet werden. Mit der weiteren Differenzierung der Gliedertiere ist diese klare Segmentierung, die wir bei *Peripatus* oder den *Myriapoden* finden, mehr und mehr verwischt worden, sie ist aus einer homonomen zu einer heteronomen geworden. Da aber die äußere Segmentierung selbst bestehen blieb, konnten etwa auftretende einzellige Schmierdrüsen gar nicht anders als segmental erscheinen. Wenn sich solche Drüsen nun weiter ausbildeten und differenzierten etwa zu Duftdrüsen, so wird dies an dem Segment stattfinden, das wegen der Lebensweise des Tieres irgendwie besonders gut dazu geeignet war, etwa durch seine Beweglichkeit oder durch geringe Inanspruchnahme durch andere Funktionen. Niemals aber wird dies Segment hierin isoliert dastehen, da ja auch die benachbarten Segmente ihm in dieser Hinsicht ähneln werden. Auch sie werden also in geringerem Maße die Tendenz zu der betreffenden Differenzierung hin zeigen. Welches nun im einzelnen die maßgebenden Faktoren sind, können wir heute noch nicht sagen. Am klarsten erscheint es bei dem am besten bekannten Hymenopteren-Duftorgan von *Apis mellifica*, wo die größte Beweglichkeit den Ausschlag gegeben haben dürfte. Das Duftorgan wurde daher auf dem siebenten Tergit angelegt, aber schon auf dem sechsten angedeutet, da dies gegenüber dem fünften auch wieder beweglicher ist. Daß die Ausbildung nun nicht immer so vor sich gegangen ist, muß aus organisatorischen und biologischen Besonderheiten erklärt werden. Es muß aber beachtet werden, daß die geäußerte Ansicht nur ein Schema ist, das von der Natur bisweilen durchbrochen wird. Auffallend ist z. B. das große Drüsenfeld auf Tergit 7 von *Dasypoda plumipes*, das auf Tergit 6 gar nicht angedeutet wird, oder das große System auf Sternit 7 von *Anthidium manicatum*.

Das ursprüngliche bei einem Hymenopterenabdomen wird eine nach dem After zu allmählich zunehmende Drüsenbesetzung der proximalen Segmentabschnitte gewesen sein, wobei die lateralen Partien wohl schon bevorzugt waren. Von einem solchen Stadium aus wird die Differenzierung zu den heutigen mannigfaltigen Verhältnissen vor sich gegangen sein.

HESELHAUS kommt auf Grund seiner Untersuchungen besonders der Thoraxdrüsen zu dem Ergebnis, daß in ihrem Bau „wahrscheinlicher

funktionelle Anpassungen als genetische Zusammenhänge zutage kommen.“ Durch meine Untersuchungen wird dies in jeder Weise bestätigt. In der Reihe der solitären Bienen kann von einer Aufwärtsentwicklung des abdominalen Hautdrüsensystems in keiner Weise gesprochen werden. Bei einer so niedrig stehenden Form wie *Prosopis* kommen fast ganz dieselben Drüsenbildungen vor, wie bei der hochstehenden *Anthophora*, oder bei *Andrena* kommen kompliziertere Drüsen-säckchen vor, als bei *Apis* und *Bombus*. Zwischen verschiedenen Gattungen kann also die Ausbildung des Hautdrüsensystems in keiner Weise phylogenetisch ausgewertet werden. Wohl aber ist dies zwischen den einzelnen Arten einer Gattung in gewisser Weise möglich, wie wir bei der Gattung *Apis* festgestellt haben. Es wäre gut, daraufhin einmal so artenreiche Gattungen wie *Bombus*, *Andrena* oder *Osmia* genauer zu untersuchen. Auffallend ist immerhin das Vorhandensein der sternalen Drüsenkomplexe an fast denselben Körperringen bei so nahe verwandten Gattungen wie *Colletes* und *Prosopis*.

XI. Zusammenfassung.

1. Morphologisch stellt das Duftorgan von *Apis mellifica* eine Umänderung des vorderen Drittels des siebenten Abdominaltergits und der das sechste und siebente Tergit verbindenden Intersegmentalhaut dar, wie der Vergleich mit einem normalen Abdominaltergit ergibt. Das Wesentliche hierbei ist:

a) Die Konzentration der Drüsenmündungen auf einem schmalen Streifen vor der sogenannten Bogenfalte.

b) Die Schaffung eines Raumes, in dem Secret gespeichert werden kann und in der Tat gespeichert wird.

c) Die Schaffung guter Verdunstungsmöglichkeit durch Faltenbildung der Intersegmentalhaut einerseits, durch Bildung einer glatten, erhabenen Fläche auf den vorderen Tergitteil anderseits, über die der durch Flügelschlag erzeugte Luftstrom hinwegstreicht.

2. Die Drüsen sind einzellige, sogenannte Ampullendrüsenzellen; jede Zelle hat einen nicht aus Chitin, sondern aus einem Eiweißumbildungsprodukt bestehenden, in kochender 20%iger Kalilauge löslichen Ausführungsgang. Dieser Gang verläuft in der Zelle gewunden und wird innerhalb der Zelle in seiner ganzen Länge von einem ampullenartigen Secretiohof umgeben. Die Expulsion des Secrets geht wahrscheinlich durch Contraction des die Ampulle umgebenden Plasmas vor sich. Das Secret ist im Beginn seiner Entstehung in der Umgebung des meist etwas gelappten Kerns basophil, das reife Secret aber in der Ampulle und im Speicherraum ist acidophil.

3. Bei dem Ausstülpfen des Duftorgans sind in erster Linie die Muskeln tätig, die den siebenten und sechsten Hinterleibsring und Sternit

und Tergit des siebenten Ringes miteinander verbinden; erst in zweiter Linie kommt der durch Muskelcontraction erzeugte Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit in Frage. Die das Duftorgan bedienenden Muskeln zeigen eine ganz andere Anordnung als zwischen zwei weiter vorn liegenden, normal gebauten Hinterleibsringen. Diese besondere Anordnung erscheint gerade für den Ausstülpungsmechanismus sehr geeignet. Die Einstülpungsbewegung kommt teils durch das Erschlaffen der beim Ausstülpfen kontrahierten Muskeln, teils durch die Contraction anderer Muskeln zustande.

4. Weder die Drohne, noch die Königin hat ein Duftorgan.

5. Die biologische Bedeutung des Duftorgans ist in erster Linie darin zu erblicken, daß den heimkehrenden Sammelbienen von den vor dem Stock sterzelnden Volksgenossen der Weg zum Heimatsstock gezeigt wird. Von diesem Gesichtspunkt der Orientierung aus sind alle anderen Fälle zu verstehen, in denen das Duftorgan gebraucht wird. Das Sterzeln in erster Linie als Affektäußerung aufzufassen, dürfte nicht angängig sein. Aus der angenommenen Bedeutung des Sterzelns heraus ist es wahrscheinlich, daß der abgeschiedene Duftstoff auch eine Komponente des „Nestgeruches“ darstellt.

6. An derselben Stelle wurden ähnliche Drüsenorgane bei den Arbeiterinnen von *Apis dorsata*, *floreana*, *indica*, *adansonii*, *unicular*, *mellifica* var. *ligustica* gefunden. Die morphologische Ausbildung schreitet in der angegebenen Reihe von *Apis dorsata* nach *Apis mellifica* allmählich vor, bestätigt so die aus anderen Merkmalen erschlossene Annahme, daß diese Reihe im großen und ganzen phylogenetisch verwertbar ist. Doch nimmt *Apis dorsata* eine besondere Stellung ein; am Grunde der Reihe ist eine zwischen *Apis dorsata* und *floreana* stehende Form anzunehmen, von der sich als Sonderling *Apis dorsata* abzweigte. Königinnen der genannten Arten wurden nicht untersucht.

7. Da der Königin von *Apis mellifica* ein Duftorgan fehlt, ist es nicht ohne weiteres möglich, das Vorhandensein und die Bedeutung des Organs bei der Arbeiterin aus einen Funktionswechsel zu erklären. Es sind zwei Annahmen möglich: 1. das Organ hat sich als Ergebnis des Übergangs zur sozialen Lebensweise allmählich bei der Arbeiterin herausgebildet; 2. das Organ war noch zur Zeit des solitären Lebens dem Weibchen eigen, bei Beginn des sozialen Lebens also auch dem Hilfswibchen, den späteren Arbeiterinnen, ging dann aber mit dem Verschwinden der meisten sozialen Instinkte dem Weibchen, d. i. der Königin verloren, blieb aber den mit allen sozialen Instinkten ausgestatteten Arbeiterinnen erhalten, konnte hier sogar weiter ausgebildet werden.

8. Die Untersuchung anderer sozialer und solitärer Apiden zeigt: fast alle untersuchten Formen haben auf dem Abdomen ein mehr oder

weniger starkes System von Ampullenzellendrüsen. Die Drüsen münden bei den verschiedenen Gattungsangehörigen an den verschiedensten Stellen, bevorzugt sind die Seitenteile der Vorderränder der Körperringe, wo die Drüsen wohl hauptsächlich als Schmierdrüsen anzusehen sind. Am reichsten sind die letzten drei Segmente ausgestattet. Oft trägt die Intersegmentalhaut in der Umgebung der Drüsenmündungen Spinulaebesatz, der wohl als Oberflächenvergrößerung anzusprechen ist. In einigen Fällen ist sexueller Dimorphismus vorhanden. In Betracht dieser beiden Tatsachen — Oberflächenvergrößerung des Mündungsfeldes und sexueller Dimorphismus — wurden einige Drüsen-systeme als Duftdrüsen angesprochen. Wegen der mannigfaltigen Ausbildung kann von einer phylogenetischen Auswertung dieses Hautdrüsen-systems innerhalb der *Apiden* keine Rede sein.

Literaturverzeichnis.

1. ARMBRUSTER, L.: Meßbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen. Arch. f. Bienenkunde H. 5. 1919. — 2. BAUER, A.: Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **95**. 1910. — 3. BERLESE, A.: Gli Insetti 1. Milano 1909. — 4a. BERTKAU, PH.: Über den Stinkapparat von *Lacon murinus* L. Arch. f. Naturgesch. **48**. 1882. — 4b. Ders.: Über den Duftapparat von *Hepialus hecta*. Ebenda. 1882. — 5. BISCHOFF, H.: Hymenoptera. In: SCHULZE, P.: Biologie der Tiere Deutschlands. Teil 42. 1923. — 6. BORGERT, H.: Die Hautdrüsen der Tracheaten. Diss. Jena 1891. — 7. BRANDES, G.: Über Duftapparate bei Käfern. Stuttg. Zeitschr. f. Naturwiss. **72**. 1899. — 8. BRAUE, A.: Die Pollensammelapparate der beinsammelnden Bienen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Neue Folge. **43**. 1913. — 9a. v. BUTTEL-REEPEN, H.: Sind die Bienen „Reflexmaschinen“? Biol. Zentralbl. **20**. 1900. — 9b. Ders.: Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates. Ebenda **23**. 1903. — 9c. Ders.: Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915. — 10. CLAUS, C.: Über die Seitendrüsen der Larven von *Chrysomela populi*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **11**. 1862. — 11. CARLET, G.: Sur les muscles de l'abdomen de l'abeille. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **98**, 758/59. 1884. — 12. CASPER, A.: Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **107**. 1913. — 13a. DEGENER, P.: Das Duftorgan von *Hepialus hecta* L. Ebenda **71**. 1902. — 13b. Ders.: Das Duftorgan von *Phassus Chamyl* Chr. 1. Anatomisch-histologischer Teil. Ebenda **78**. 1905. — 13c. Ders.: Haut und Hautorgane (SCHRÖDERS Handb. der Entomol.) Jena 1912. — 14a. DREYLING, L.: Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. Zool. Jahrb. **22**. 1906. — 14b. Ders.: Wachsdrüsen bei Hummeln und Trigonen. Zool. Anz. **29**. 1906. — 15. FEUERBORN, H.: Duftorgane bei den Schmetterlingsmücken. Ebenda **51**. 1920. — 16. FREILING, H.: Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. **92**. 1909. — 17. FRIESE, H.: Die europäischen Bienen. Berlin und Leipzig 1922. — 18a. v. FRISCH, K.: Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Zool. Jahrb. **38**. 1921. — 18b. Ders.: Über die „Sprache“ der Bienen. Ebenda, Abt. f. Zool. u. Physiol. **40**. 1923. — 19. FÜGNER, R.: Duftapparat bei *Sphinx ligustri*. Entomol. Nachr. 1880. — 20. GEORGEWITSCH, H.: Die Segmentaldrüsen von *Ocytus*. Zool. Anz. **21**. 1898. — 21a. HAASE, E.: Der Duftapparat von *Acherontia*. Zeitschr. f. Entomol. Breslau 1887. — 21b. Ders.: Dufteinrichtungen indischer Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888. — 22. HAFER, O.:

Bau und Funktion der Sternwarzen von *Saturnia pyri* Schiff und die Haarentwicklung der Saturnidenraupen. Arch. f. Naturgesch. Jg. 87, Abt. A, H. 2. 1921. — 23. HASS, W.: Über die Struktur des Chitins bei Anthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1916. — 24. HESELHAUS, F.: Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 43. 1923. — 25. HOFFER, E.: Die Hummeln Steiermarks. Graz 1882/83. — 26. JANET, A.: Etudes sur les fourmis, les guêpes et les abailles, note 16, Limites morphologiques des anneaux post-céphaliques et musculature des anneaux post-thoraciques chez la *Myrmica rubra*. Lille 1897. — 27. ILLIG, K. G.: Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zool. Hora. Stuttgart 1902. — 28. KLATT, B.: Die Trichterwarzen der Liparidenlarven. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 27. 1908. — 29. KÖHLER, F.: Die Duftscluppen der Gattung *Lycaena* auf ihre Phylog. hin untersucht. Ebenda, Abt. f. Syst. 13. 1900. — 30. KOLBE, H. J.: Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. — 31. KORSCHULT, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 4. 1891. — 32a. KOSCHEVNIKOW, G. A.: Über den Fettkörper und die Öncocyten der Honigbiene. Zool. Anz. 23. 1900. — 32b. Ders.: Zur Kenntnis der Hautdrüsen der Apidae und Vespidae. Anat. Anz. 15. 1899. — 33. LANDOIS: Duftapparate bei Schmetterlingen. Im 14. Jahrb. d. westfäl. Provinzver. f. Wissenschaft u. Kunst. Münster 1885. — 34. LEYDIG, FR.: Zur Anatomie der Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. — 35. MC. INDOO: The scent-producing organ of the Honey Bee. Proc. of the acad. of natural sciences of Philadelphia 1914. — 36a. MÜLLER, F.: Die Stinkkölbchen der weiblichen Marakujafalter. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. 1870. — 36. Ders.: Über Gerüche von Schmetterlingen. Zool. Anz. 1878. — 37. OETTINGER, R.: Über die Drüsentaschen am Abdomen von *Periplaneta orientalis* und *Phyllodromia germanica*. Ebenda 30. 1906. — 38. POLLACK, W.: Duftapparate der *Hadena atriplicis* und *Lytargyria*. 15. Jahrb. d. westfäl. Provinzver. Münster 1886. — 39. PLOTNIKOW: Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. 1904. — 40. REICHENAU, W.: Der Duftapparat von *Sphinx ligustri*. Entomol. Nachr. 1880. — 41. SCHAPOSCHNIKOW, PH.: Das Duftorgan von *Phassus Chamyl* Chr. II. Ethol. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. 1905. — 42. SCHMIEDEKNECHT, O.: Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907. — 43. SCHULZE, P.: Die Nackengabel der Papilionidenraupen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 32. 1912. — 43b. Ders.: Chitin und andere Cuticularstrukturen bei Insekten. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. Bremen 1913. — 43c. Ders.: Über Versondrüsen bei Lepidopteren. Zool. Anz. 39. 1912. — 43d. Ders.: Ein neues Verfahren zum Bleichen und Erweichen tierischer Hartgebilde. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1921. — 43e. Ders.: Über Beziehungen zwischen pflanzlicher und tierischer Skeletsubstanz und über Chitinreaktionen. Biol. Zentralbl. 42. 1922. — 43f. Ders.: Zur Mikrochemie tierischer Skeletsubstanz. Ebenda 43. 1923. — 44. SELISKAR, A.: Die männlichen Duftorgane der Höhlenheuschrecke *Troglophilus*. Zool. Anz. 57. 1923. — 45a. SLADEN, A.: Scent-producing organ in the abdomen of the worker of *Apis mellifica*. Entomol. monthly mag. 38. 1902. (Im Auszug zugänglich.) — 45b. Ders.: A scent-producing organ in the abdomen of the bee. Gleanings in the bee culture 29. 1902. (Nicht eingesehen.) — 46. SNODGRASS: The Anatomy of the Honey Bee. Washington 1910. — 47. SPEYER, W.: Die Musculatur der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. 119. 1922. — 48. STAMMER, H. J.: Die Larven der Tabaniden. Zeitschr. f. Morphol.-Ökol. d. Tiere 1. 1924. — 49. STOBBE, R.: Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. — 50. THORMANN, H.: Schmetterlinge und Ameisen. Jahresber. d. naturforsch. Ges. Graubündens 44. 1900/01. —

51. ULRICH: Die Mundwerkzeuge der Spheciden (Hym. Foss.). Beitrag zur Kenntnis der Insektenmundwerkzeuge. Zeitschr. f. Morphol.-Ökol. 1. 1924. — 52. VOGEL, B.: Zur Kenntnis der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Zool. Anz. 53. 1921. — 53. WEGENER, M.: Die biologische Bedeutung der Nackengabel der Papilionidenraupen. Biol. Zentralbl. 43. 1923. — 54. WEISMANN, A.: Über die Duftschuppen. Zool. Anz. 1. 1878. — 55. WERNER, FR.: Versuch einer quantitativen Morphologie der Chydoridenschale. Vorl. Mitteilung. Leipzig 1924. — 56. WIELOWIEJSKY, H.: Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. 1886. — 57. WILLE, J.: Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe 1920. — 58. ZANDER, E.: Handbuch der Bienenkunde. III. Der Bau der Biene. 2. Aufl. Stuttgart 1922.
-

DIE MOLLUSKENFAUNA DER SPERENBERGER SALZGEWÄSSER.

Von

Dr. med. dent. SIEGFRIED JAECKEL
in Charlottenburg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. August 1924.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	81
II. Geologisch-hydrographische Verhältnisse der Sperenberger Gewässer .	82
Physikalisch-chemische Verhältnisse der Sperenberger Gewässer . . .	84
III. Ökologie und Fauna der Sperenberger Gewässer:	
Krummer See	96
Schneidegraben	101
Mellensee	103
Nottekanal	121
Gutachten der Landesanstalt für Fischerei	126
Verhalten der Mollusken zum Salzgehalt	128
Verhalten der Mollusken zum Gehalt an Fäulnisstoffen	128
Vergleichende faunistische Bemerkungen:	
Mansfelder Seen	130
Ostsee	134
IV. Experimente über die Anpassungsfähigkeit an Salzgehalt	139
Zusammenfassung	147
Literaturverzeichnis	148

Über die Fauna salzhaltiger Binnengewässer Deutschlands liegen bisher nur wenige Arbeiten vor. Unter diesen nenne ich die Veröffentlichungen von O. REINHARDT und O. GOLDFUSS über die Molluskenfauna der Mansfelder Seen aus den Jahren 1871 und 1894, sowie anderer Autoren über die sonstige Tierwelt dieser Gewässer, ferner die ausführliche Bearbeitung der westfälischen Salzwasserfauna durch A. THIENEMANN und R. SCHMIDT 1912/13. Eine biologische Exkursion, die mich am 9. VII. 1921 zu den südlich von Berlin gelegenen Salzgewässern des Mellensees und des Krummen Sees bei Sperenberg führte, ließ den Plan entstehen, diese, entsprechend meinem Sonderinteresse als Malakozoologe, auf ihre Molluskenfauna zu untersuchen, natürlich im Zusammenhang mit den dort sonst in Erscheinung tretenden faunistisch-ökologischen Verhältnissen. Während die reiche Salzflora des genannten Gebietes gut bekannt ist, lagen, abgesehen von einem behörd-

lichen Gutachten biologischer Art (über den Mellensee) noch keine zoologischen Resultate vor, ein Umstand, der meinen Entschluß bestärkte, da ich hoffen konnte, eine Lücke in der Kenntnis der heimatischen Fauna auszufüllen und Neues zu finden. Herr Prof. Dr. DEGENER hatte die Güte, meine Untersuchungen als Thema einer Dissertation anzunehmen, wofür ich ihm aufrichtigen Dank schulde, so daß ich nach einigen Vorexkursionen im Jahre 1922 mich in diesem Jahre (1923) meiner Aufgabe widmen konnte. Schon hier sei betont, daß die Ergebnisse nicht als endgültig aufzufassen sind, sondern nur das gegenwärtige Bild der betreffenden Gegend wiedergeben, daß auch noch neue Funde möglich sind, die einen späteren Nachtrag notwendig machen können. Örtliche Umstände und — bei meiner Stellung im Berufsleben — nicht immer genügende Zeit können schuld sein, daß manches übersehen wurde. Zugleich ergab sich die Notwendigkeit, das bisher Bekannte über das Molluskenleben anderer deutscher Salzstellen sowie der sehr ähnlichen Verhältnisse in gewissen Teilen der Ostsee zusammenfassend zu berücksichtigen. Dabei war es von Vorteil, daß ich einige Brackwassergebiete aus eigener Anschauung kennengelernt hatte oder von solchen Material in meiner Sammlung besitze. Schließlich war es wünschenswert, die Anpassungsfähigkeit unserer wasserbewohnenden Pulmonaten bzw. Süßwasserprosobranchier an Salzlösungen — möglichst im Anschluß an die örtlichen Verhältnisse — experimentell festzustellen. So ergibt sich von selbst eine Gliederung des Hauptteiles der Arbeit in einen faunistisch-ökologischen und einen experimentellen Teil.

Zum Verständnis des Folgenden sind einige geologisch-hydrographische Vorbemerkungen nicht zu umgehen. Der Salzgehalt der in Frage kommenden Gewässer stammt, wie wohl meist bei Salzstellen Nord- und Mitteldeutschlands, aus dem oberen Zechstein. Bei Sperenberg, 42 km südlich von Berlin, liegt am nördlichen Ufer des Krummen Sees eine Ablagerung von Gips, und zwar in der Form eines sogenannten Gipshutes, einer kuppelförmigen, scharf begrenzten Erhebung. Auch dieser Gips entstammt dem oberen Zechstein. Er ist teilweise bedeckt mit diluvialem Geschiebemergel, nach dem Seeufer zu liegen alluviale Abrutsch- und Abschlemmassen. Dieser Gips wird schon seit langer Zeit, etwa seit dem 13. Jahrhundert, abgebaut. In den Jahren 1867—71 wurde eine Tiefbohrung vorgenommen, die folgende Schichtung ergab:

0,63 m	Schutt,
85,21 m	hell blaugrauer Gips,
1,57 m	heller, fast weißer, mit Anhydrit gemengter Gips,
0,60 m	reiner Anhydrit,
0,80 m	steinsalzhaltiger Anhydrit,
1182,64 m	reines Steinsalz
1271,45 m.	

Unter dem Gipshut liegt also ein seiner Umrißform entsprechender, etwa 1100 m mächtiger Steinsalzstock. Diesem entstammt der Gehalt der betreffenden Gewässer an Natriumchlorid, indem aus dem Bohrloch eine artesisische Quelle entspringt. WIEGERS gibt an, daß diese Quelle etwa 3% Kochsalz enthält, in der Minute etwa 25 cbm Wasser liefert; jährlich würde sie also über 23 000 Tonnen Natriumchlorid in gelöstem Zustande zutage fördern. Durch Einsichtnahme in die Akten des zwischen dem Fiskus und den Berliner Gipswerken schwebenden Prozesses konnte ich folgendes entnehmen:

Wasser aus dem Tiefbohrloch:

Feste Stoffe 20,0 g pro Liter

Kochsalz 15,6 „ „ „

Gips 3,5 „ „ „

Diese Angabe erscheint mir, entsprechend meinen Messungen im Krummen See, richtiger zu sein. Außer diesem Bohrlochwasser sammelt sich im Tiefbau der Berliner Gipswerke salzhaltiges Wasser aus Spalten und Klüften des Gesteins an, also nicht direkt aus dem Bohrloch stammendes Wasser. Jedoch macht von der Gesamtmenge des durch Pumpen aus dem Betrieb zu entfernenden Wassers ersteres etwa 82,5% aus. Stärkerer Zustrom von Salzwasser aus dem Bohrloch in den Tiefbau machte sich seit Ende November 1912 bemerkbar. Aus der im westlichen Teil des Tiefbaues liegenden Ansammlung von Salzwasser, die den Charakter eines kleinen Teiches hat, wird dieses durch elektrische Pumpen nach oben geleitet und durch einen Graben von etwa 1 m Breite und etwa $\frac{1}{4}$ m Tiefe (Wasserstand), Geschwindigkeit etwa 4 m pro Sekunde, in den Krummen See geleitet. Das ist seit 1907 der Fall. Über die Menge des dem Krummen See zuströmenden Salzwassers gibt folgende Messung einen Anhalt:

Messung am 31. III. 1920.

Zufluß durch den Werkkanal (gemeint ist der Graben): 0,309cbm/Sek.

= 26 698 cbm pro Tag.

Zufluß durch Schotterwäsche etwa 65 cbm pro Tag.

Je nach der Arbeitsleistung der Pumpen und ihrer täglichen Arbeitsdauer schwankt diese Menge; als Durchschnitt ergeben sich etwa pro Tag 30 000 cbm. Südlich vom Krummen See liegt, von ihm nur durch die nach Fern-Neuendorf führende Straße getrennt, der erheblich größere Neuendorfer See, der seinerseits durch den Möniniggraben Zufluß vom gleichnamigen See empfängt. Krummer See und Neuendorfer See liegen in fast gleichem Niveau, letzterer nur wenige Dezimeter höher. Ein sehr schmaler, stark verwachsener Graben verbindet beide Seen, liefert also dem Krummen See Zufluß von Süßwasser. Aber nicht

immer. So war im Jahre 1923 die Verbindung nur im Frühjahr offen, später durch eine Sandbarre unterbrochen. Ja, es war sogar im Winter 1922/23 Wasser aus dem Krummen See in den Neuendorfer See geflossen (nach Angaben Ortsangesessener). Der Abfluß des Krummen Sees erfolgt durch den Schneidegraben, der am Südwestufer den See verläßt. Er führt durch sandige Talbildungen der jüngsten Eiszeit, teilweise auch durch alluviale Flachmoorbildungen zum Mellensee. Der Schneidegraben hat durchschnittlich 2 m Breite und, da der Mellensee bedeutend tiefer liegt als der Krumme See, fast überall lebhafte Strömung und starkes Gefälle. Die Niveaumessungen betragen: Neuendorfer See 45,5; Krummer See 45,1; Mellensee 36,8 m über Normalnull. In den Schneidegraben führt südlich von Kummersdorf ein kleiner Graben Süßwasser aus dem Heege- und Schumkesee. Der Mellensee, in den der Schneidegraben am Nordwestufer mündet, erhält Süßwasserzufluß durch das unbedeutende, weil trotz seiner Breite von über 2 m uur seichte, stark verwachsene, langsam fließende kleine Wünsdorfer Fließ (aus dem Kleinen Wünsdorfer See) am Ostufer, und durch das bachartige, stärker strömende und erheblich tiefere Große Wünsdorfer Fließ am Südufer (aus dem Großen Wünsdorfer See), außerdem durch einen kleinen Drainagegraben am Südufer. Das östliche Ufer des Mellensees bildet schwach humöser, kiesiger Sand, eine Talbildung der jüngsten Eiszeit. Die übrigen Ufer sind gebildet von alluvialem Flachmoortorf mit nahem Grundwasserstand, der am Ostufer an verschiedenen Stellen größere und kleinere Tümpel bildet. Der Abfluß aus dem Mellensee erfolgt durch den langsam nordwärts strömenden Nottekanal. In diesen mündet ein unbedeutender Drainagegraben und dicht südlich von Zossen als größerer Süßwasserzufluß das Nottefließ, ein etwa 2 m breiter, langsam fließender und seichter Graben, der vorher durch den Dergischowersee geht. Der Nottekanal mündet schließlich in die Dahme, letztere in die Spree.

Die für meine Untersuchungen in Frage kommenden Salzgewässer sind also der Krumme See, der Schneidegraben, der Mellensee und der Nottekanal; außerdem mußten natürlich die zuführenden Süßwasser, also das kleine und große Wünsdorfer Fließ, der Abfluß des Schumkesees und das Nottefließ Berücksichtigung finden. Wie diese Gewässer biologisch geordnet werden können, wird im ökologisch-faunistischen Teil der Arbeit gezeigt werden.

Bevor ich auf diesen eingehe, sind noch Angaben über meine Salzgehaltmessungen und die chemischen Analysen der betreffenden Gewässer erforderlich. Ich benutzte zu meinen Untersuchungen ein Spindelareometer nach BEAUMÉ. Dieser zeigt jedoch nicht direkt den etwaigen Gesamtsalzgehalt, sondern nur die spezifische Dichte des Wassers an. Durch Herstellen einer Anzahl Natriumchloridlösungen

und Anwendung der Spindel konnte ich jedoch Vergleichspunkte gewinnen. Allerdings werden die Messungen durch mehrere Faktoren beeinträchtigt, einmal durch die verschiedene Temperatur des Wassers,



1. Generalstabskarte 1 : 25000, Bl. 2111 Sperenberg,
 „ 1 : 25000, „ 2043 Zossen.

zweitens dadurch, daß meine Vergleichslösungen im wesentlichen — das benutzte Leitungswasser der Charlottenburger Wasserwerke enthält natürlich auch gelöste Salze, ist also kein chemisch reines Wasser — Lösungen von Natriumchlorid waren, während die fraglichen Gewässer

auch noch andere Salze enthalten, drittens durch Adhäsion des Wassers an der Spindel. Dazu kommt bei Messungen im Freien der störende Einfluß der Luftbewegung, der die Spindel leicht abtreibt oder zum mindesten etwas aus der Vertikalen bringt. Natürlich wird das Wasser zur Messung in einen entsprechend langen Standzylinder gefüllt. Alle diese Faktoren kommen als Fehlerquellen in Betracht. Sie würden störend sein, wenn es sich um absolut genaue physikalische Messungen handeln müßte. Solche sind aber für eine biologische Arbeit kaum erforderlich, da Schwankungen des Salzgehaltes um Bruchteile von Zehntelgraden für das biologische Geschehen in einem Gewässer ohne Einfluß sein werden. Außerdem konnte in stärker salzhaltigem Wasser auch ein Areometer zum Messen von Seewasser für Seeaquarien benutzt werden. Neben meinen eigenen Messungen werde ich auch die Ergebnisse anderer Untersuchungen mitteilen, soweit mir solche zur Verfügung stehen. Zum Vergleich zunächst eine von mir empirisch festgestellte Tabelle zwischen Grad nach BEAUMÉ und dem Gehalt an Natriumchlorid (Wasser bei Zimmertemperatur etwa 14–15°).

Tabelle I.

Grade nach BEAUMÉ	% NaCl	g NaCl in 1000 ccm Wasser
2	0,1	1
3	0,2	2
3,7	0,3	3
5	0,4	4
6,8	0,5	5
7,8	0,6	6
8,5	0,7	7
9	0,8	8
10	0,9	9
12	1	10
17	1,5	15
23	2	20

Es folgen nun die Messungen in den genannten Gewässern, wobei ich den gegebenen Verhältnissen entsprechend mit den am stärksten salzhaltigen beginne.

Es handelt sich um Oberflächenwasser. In den Prozeßakten wird angegeben: Wasser aus dem Krummen See.

Feste Stoffe 18,8 g in 1 l

Natriumchlorid 14,5 g in 1 l

Gips 3,4 g in 1 l

Aus der von mir veranlaßten Analyse des Seewassers, auf die ich erst später eingehe, geht hervor, daß 14,6 g Natriumchlorid in 1 l enthalten sind. Der Kochsalzgehalt beträgt also rund 1,45%. Das Wasser des

Tabelle II (Krummer See).

Ort	Datum	BEAUMÉ-Grad	Bemerkungen
1. Südufer	28. V. 23	20	Wassertemperatur 18° C Nordsee Wassermesser 1016
„	8. IX. 23	20	Temperatur 15°, Lufttemp. 14½°
„	4. X. 23	19	Wassertemperatur 13°
2. Einmündung des Tiefbauwassers .	28. V. 23	20	
Einmündung des Tiefbauwassers .	8. IX. 23	20	

Sees ist klar, geruchlos, stark salzig schmeckend. Vergleicht man mit diesem, durch Analyse festgestellten Gehalt an NaCl die Ergebnisse der Messung mit der Beauméschale (Tab. II), so ergibt sich mit Berücksichtigung von Tabelle I ein scheinbar höherer Wert, das Wasser enthält aber auch sehr reichlich Calciumsulfat — 3,4 g in 1 l — in Lösung, der natürlich ebenfalls das spezifische Gewicht beeinflusst.

Tabelle III (Tiefbauwasser).

Ort	Datum	BEAUMÉ-Grad	Bemerkungen
1. Ausfluß des Wassers aus den Röhren in den zum See fließenden Graben	28. V. 23	22	Wassertemperatur 12° C
2. Einfluß des Wassers in den Krummen See	28. V. 23	22	

Das Wasser ist klar, stark salzig schmeckend, schwach nach Schwefelwasserstoff riechend. Die Länge des Grabens beträgt etwa 100 m. Sehr merkwürdig ist das Ergebnis der Messung des im Tiefbau selbst angesammelten Wassers. Eine dreimal wiederholte Messung am 3. X. 23 ergab nur 12° BEAUMÉ. Eigentlich wäre hier die stärkste Konzentration zu erwarten; es ist möglich, daß in dem kleinen Teich, den das Tiefbauwasser bildet, das am stärksten salzhaltige Wasser entsprechend seiner Schwere in die Tiefe sinkt. Dagegen spricht aber, daß in der doch nur geringen Wasseransammlung eine vollkommene Diffusion eintreten muß, und ein Stagnieren des Wassers durch die infolge der Pumpen veranlaßte Strömung kaum denkbar ist. Eine Erklärung dieser Erscheinung fehlt also noch.

Betrachten wir nun den Süßwasserzufluß des Krummen Sees durch den vom Neuendorfer See kommenden Graben, der aber, wie schon erwähnt, nicht immer vorhanden ist. Am 28. V. 23 war der Zufluß offen, aber nur etwa 50 cm breit und ganz seicht, die Strömung selbst sehr

gering. Unmittelbar dahinter folgt eine trichterförmige Erweiterung des Grabens, in der sich das Wasser staut. Die Messung ergab hier 1,5° BEAUMÉ. Später war dieser schmale Zufluß durch eine Sandbarre verlegt. Der Neuendorfer See enthält Süßwasser. Zwei Messungen, am 28. V. und 8. IX. 23 ergaben etwa 0,5° BEAUMÉ, also keinen irgendwie nennenswerten Salzgehalt. Wasser ohne Salzgeschmack (vollkommen unmerklich für den Geschmack sind 3 mg NaCl pro 1 l).

Der Ausfluß aus dem Krummen See erfolgt durch den Schneidegraben. Messungen ergaben folgende Tabelle:

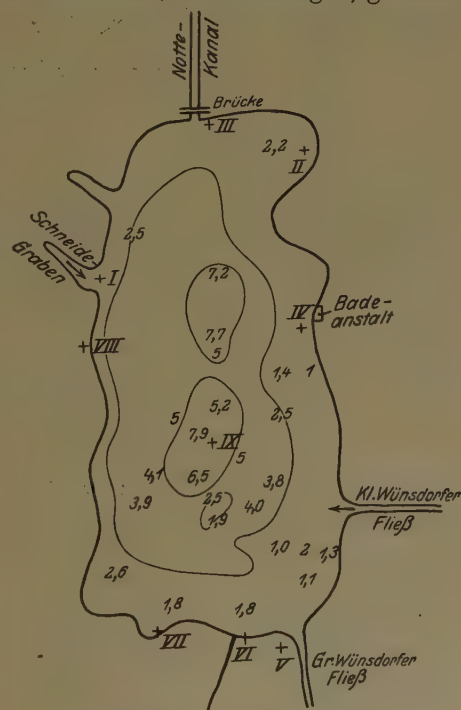
Tabelle IV (Schneidegraben).

Ort	Datum	BEAUMÉ-Grad	Bemerkungen
1. Ausfluß aus dem Krummen See	28. V. 23	19,5—20	Wassertemperatur 16° C Nordseearcometer 1015
Ausfluß aus dem Krummen See	8. IV. 23	20	
2. Hinter Sperenberg	28. V. 23	20	
3. Bei Rehagen	8. IX. 23	16	
4. Bei Mellen	25. VIII. 23	16	
„ „ „ „	4. VII. 23	11	
5. Kurz vor der Mündung in den Mellensee	28. V. 23	12	Wassertemperatur 14° C
6. Mündung des Grabens in den Mellensee	28. V. 23	12	Nordseearcometer 1005

Das Wasser im Graben ist überall klar, geruchlos, salzig schmeckend, jedoch nimmt etwa von Kummersdorf ab der salzige Geschmack ein wenig ab. Das Schmecken ist allerdings kein absoluter, sondern ein sehr variabler, individueller Maßstab. Deutlich schmeckbar sind noch 12 mg NaCl pro 1 l Wasser. Die Messungen ergeben eine deutliche Abnahme des Salzgehaltes, der am Krummen See noch etwa 1,5% beträgt, dann aber auf etwa 1,2—1% absinkt. Diese Zahlen ergeben sich durch Vergleich mit Tabelle I nach Abzug der durch andere gelöste Stoffe bewirkten Dichteveränderung. Die Ursache der Abnahme des spezifischen Gewichtes bzw. Salzgehaltes liegt im Zufluß von Süßwasser, einmal durch den kleinen, vom Schumkensee kommenden Graben, dann durch die Drainagegräben der Wiesen. Da der Schneidegraben in einem erheblichen Teil seines Laufes durch alluviale Flachmoorbildungen fließt, die einen sehr hohen Grundwasserstand haben, wird auch dieses dauernd dem Graben beigemengt werden und seinen Natriumchloridgehalt abschwächen. Auffällig ist noch der starke Unterschied der Messungen im Graben bei dem Dorfe Mellen, am 4. VII. 23 nur 11° BEAUMÉ, am 25. VIII. aber 16. Hier könnten allerdings atmosphärische Einflüsse (starker Regen) die Ursache der Schwankung sein. Salz-

messungen des Chemischen Untersuchungsamtes des Kreises Teltow (1913—17) ergaben für den Schneidegraben 0,983—1,234 % NaCl.

Am wichtigsten sind für die biologischen Verhältnisse die Messungen des Salzgehaltes im Mellensee, da hier der Salzgehalt das Tierleben weitgehend beeinflusst. Beigefügte Karte soll die Örtlichkeiten und gewonnenen Ergebnisse veranschaulichen. Es bezeichnen die arabischen Zahlen die Wassertiefen in Metern, die Kreuze mit römischen Zahlen die einzelnen Stationen, von denen Messungen vorliegen. Die Station IX wurde von der Landesanstalt für Fischerei (Friedrichshagen) gemessen, und zwar der Salzgehalt direkt. Der Mellensee zeigt insofern interessante Verhältnisse, als er im Süden bzw. Südosten Zufluß von Süßwasser erhält, und zwar durch das Große Wündsdorfer Fließ in erheblicher Menge, jedenfalls mehr als der Zufluß von Salzwasser am Nordwestufer ausmacht. Der Abfluß geschieht nach Norden durch den Nottekanal. Es findet eine Mischung des Salz- und Süßwassers statt, die den See zu einer Brackwasseransammlung macht, jedoch lassen sich rein hydrographisch und, wie später gezeigt werden wird, auch biologisch, drei Zonen unterscheiden. Einmal ein Gebiet mit Salzwasser, die Mündung des Schneidegrabens und seine nächste Umgebung.



2. Geologische Karte von Preußen und benachbarten Bundesstaaten, Bl. Sperenberg.

Hier beträgt der Gehalt an NaCl etwa 1 %. Damit stimmt der von der Landesanstalt für Fischerei an der Mündung des Grabens direkt gemessene Salzgehalt (1 %) überein. Im Gegensatz zu diesem Abschnitt des Sees steht ein Teil des Südufers an der Mündung des Großen Wündsdorfer Fließes. Hier kann tatsächlich von Süßwasser gesprochen werden (Station V und VI). Jedoch reicht der Einfluß des zuströmenden Süßwassers nicht weit, wie die Messung an Station VII zeigt. Das ganze übrige Gebiet enthält Brackwasser von durchschnittlich 0,3 bis 0,4 % NaCl. Direkte Salzgehaltmessungen der Landesanstalt für Fischerei

ergaben für das Oberflächenwasser — dieses kam bisher nur in Frage — ebenfalls 0,31—0,34%. Zu demselben Ergebnis kamen Messungen des chemischen Untersuchungsamtes des Kreises Teltow in den Jahren 1913—17 mit Werten von 0,346—0,339%. Der durch eine Analyse des Oberflächenwassers an der Badeanstalt am Ostufer (Station IV) gefundene Wert ist ebenfalls 0,34%. Natürlich treten in dem beschränkten Raum eines Binnengewässers Schwankungen im Salzgehalt ein. Das Minimum dürfte im Frühjahr liegen (Regenfälle im Herbst, Schneefall, zufließendes Tauwasser), das Maximum, namentlich bei trockener Witterung im Hochsommer.

Tabelle V (Mellensee).

Ort	Datum	BEAUMÉ-Grad	Bemerkungen
Stat. I. Mündung des Schneidegrabens in den See . . .	28. V. 23	12	Nordseeareometer 1005
Stat. II. Nordufer	22. V. 23	4	
Stat. III. Ausfluß des Nottekanals	3. VI. 23	3,5	
Stat. III. Ausfluß des Nottekanals	4. VII. 23	2	Wassertemperatur 13° C
Stat. IV. Badeanstalt Ostufer	3. VI. 23	3	
„ „ „	4. VII. 23	2	
„ „ „	25. VIII. 23	5½	„ „ 18° „
„ „ „	8. IX. 23	4,25	Lufttemperatur 17° C
„ „ „	4. X. 23	5	Wassertemperatur 15° „
Stat. V. Einmündung des Gr. Wünsdorfer Fließes . . .	4. VII. 23	0,5	„ „ 18° „
Stat. VI. Südufer am Gr. Wünsdorfer Fließ	25. VIII. 23	1	
Stat. VII. Südufer westl. von Stat. VI	25. VIII. 23	4	
Stat. VIII. Westufer	25. VIII. 23	5	Lufttemperatur 17° C
Stat. IX. Tiefste Stelle im See (7,9 m), Oberfläche . . .	20. X. 20 ¹⁾	0,333% in NaCl	

Bemerkenswert ist wieder das Absinken des Salzgehaltes bei der Messung am 4. VII., entsprechend dem niedrigen Wert der Messung im Schneidegraben bei Mellen am selben Tage. Die Ursache dürfte dieselbe sein. Der Juli war sehr regenreich. Leider konnte die Einmündung des Kleinen Wünsdorfer Fließes von mir nicht untersucht werden. Stark sumpfiger Boden und dichter Schilfbestand ließen mich nicht bis zur Mündung kommen, ein Kahn stand mir nicht zur Verfügung. Sehr wichtig ist das Ergebnis über das Verhalten des Salz-

¹⁾ Gemessen von der Landesanstalt f. Fischerei. Nach BEAUMÉ etwa 3,7°.

gehalten in der Tiefe. Die Zahlen entnehme ich einem Bericht der Landesanstalt für Fischerei. Gemessen wurde ungefähr an der tiefsten Stelle des Sees (Station IX).

Tabelle VI (Tiefenwasser).

m	NaCl in %	Sauerstoff in 1 ccm	Temperatur in C	Alkalität in Grad
0	0,333	7,84	7,8	38
1	0,337	7,81	7,7	38
2	0,336	7,89	7,7	38
3	0,336	7,89	7,7	38
4	0,338	7,80	7,7	38
5	0,488	2,96	7,7	38
5,5	0,487	2,67	11	42

Es lassen sich also zwei Schichten unterscheiden, eine obere bis 4 m mit geringerem, annähernd gleichem Salzgehalt und eine tiefere von 5 m abwärts mit höherem Salzgehalt. Auf die Bedeutung des Sauerstoffgehaltes gehe ich später ein. Diese Schichtung des salzhaltigeren, also spezifisch schwereren Wassers in der Tiefe ist ganz natürlich, falls das Wasser nicht sehr lebhaft circulierte. Hier beträgt die Differenz nicht viel, nur 0,15%. Die später angeführte Tabelle des Salzgehaltes des sogenannten Süßen Sees bei Mansfeld (Analyse III) zeigt dasselbe, nur viel stärker. Leider fehlt die Tiefenangabe, die Differenz beträgt hier aber 0,645%.

Betrachten wir das dem See zuströmende Süßwasser. Eine Messung am 28. V. ergab im Großen Wünsdorfer Fließ bei einer Wassertemperatur von 11° C 0,5° BEAUMÉ. Im Kleinen Wünsdorfer Fließ wurde nicht gemessen. Ebenso ist außer Betracht gelassen der kleine, im Süden dem See zufließende Drainagegraben. Der Abfluß des Sees erfolgt durch den Nottekanal, der etwa 8 m breit ist und langsam nach Norden fließt. Hier ergaben die Messungen an verschiedenen Stellen folgendes:

Tabelle 7 (Nottekanal)

Ort	Datum	BEAUMÉ- Grad	Bemerkungen
1. Brücke am Mellensee . . .	4. VII. 23	2	Wassertemperatur 18° C
2. " " " . . .	25. VIII. 23	5,25	
3. Südlich des Brückenwärter- hauses	25. VIII. 23	4	
4. Südlich der Einmündung des Nottefließes	3. VI.	5	
5. Einmündung des Fließes . .	22. V. 23	3	
6. Südlich des Fließes . . .	3. VI. 23	2	
7. " " " . . .	25. VIII. 23	3	

Bis zur Einmündung des Nottefließes ist also der Salzgehalt annähernd gleich, etwa 0,3—0,4%, wie im Mellensee. Die Landesanstalt für Fischerei stellte ebenfalls gleichen Salzgehalt in beiden Gewässern fest, am 20. X. 20 nämlich 0,310—0,340%. Die Messungen des chemischen Untersuchungsamtes des Krsises Teltow ergaben 0,346—0,339% NaCl. Von der Einmündung des Nottefließes ab ist der Salzgehalt geringer, etwa 0,15%; da von hier ab der schwache Salzgehalt kaum noch für meine Untersuchungen in Frage kommt, habe ich davon Abstand genommen, so daß nur bis hierher gesammelt wurde. Unter Nottekanal ist also im Sinne meiner Arbeit die Strecke vom Mellensee bis Zossen zu verstehen. Das Nottefließ führt Süßwasser. Messungen am 22. V. und 3. VI. ergaben etwa 1—1,5 BEAUMÉ.

Betrachten wir nun die Analysen der betreffenden Gewässer. Es wäre wünschenswert gewesen, solche mehrere Male, etwa im Frühjahr und Hochsommer zu machen, aber die großen Kosten mußten mich davon Abstand nehmen lassen. Ebenso mußte es genügen, sie auf zwei Gewässer zu beschränken. Da nämlich nach ihrem Salzgehalt einerseits der Krumme See und der Schneidegraben, anderseits der Mellensee und der Nottekanal eine Einheit bilden, sind Wasseranalysen nur vom Krummen See und Mellensee gemacht worden, auf die ich nun eingehe. Ausgeführt wurden die Untersuchungen von dem Chemischen Laboratorium der Landesanstalt für Fischerei in Friedrichshagen im Anfang Oktober 1923; das Wasser wurde vorschriftsmäßig am 4. X. 23 entnommen (siehe Analyse I).

Analyse I.

Oberflächenwasser vom Krummen See.

Wasser: farblos, schwach trübe.

Bodensatz: gering, hellbräunlich-grau, durch Algen etwas grün gefärbt.

Alkalität: (100 cem Wasser verbrauchten zur Neutralisation gegen Methylorange) 3,50 cem $\frac{1}{10}$ n-HCl.

Karbonathärte: 9,8°.

Gesamthärte: 158,2°.

Kaliumpermanganatverbrauch: 38,6 mg/l KMnO_4 .

Ammoniak: deutliche Reaktion entspricht etwa 1,4 mg/l NH_3 .

Salpetrige Säure: nicht nachweisbar.

Salpetersäure: Spur.

Kalk: 1,612 g/l CaO .

Chlornatrium: berechnet aus dem Chloridgehalt 14,16 g/l NaCl.

Chloride: 8,58 g/l Cl.

Schwefelwasserstoff: in freiem Zustande nicht nachweisbar.

Schwefelwasserstoff: in gebundenem Zustande nicht nachweisbar.

Bei der Bewertung dieser durch die Analyse gewonnenen Resultate ergeben sich erhebliche Schwierigkeiten. Denn ein allgemein gültiges Schema oder ein Normalbefund, der eine rein schablonenhafte Deutung

zuließe, gibt es nicht, auch nicht für die im allgemeinen in Frage kommende Verwendbarkeit eines Wassers für menschliche Zwecke. Allenfalls bestehen einige Normalzahlen für die Anforderungen, die an ein Fischereigewässer gestellt werden sollen. Wie sich aber die Fauna unserer Wassermollusken zu den chemischen Bedingungen ihrer Wohngewässer stellt, darüber liegen, wenn auch die Grundfragen beantwortet sind, keine genauen zahlenmäßigen Tatsachen vor. Es müssen also bei der Beurteilung eines Wassers außer dem rein chemischen Befund auch seine örtlichen Verhältnisse in Betracht gezogen werden.

Es läßt sich dann über die vorliegende Analyse etwa folgendes sagen: Das Wasser ist, wie die meisten freien Wässer, schwach alkalisch, bedingt durch die in Lösung befindlichen Salze von Alkalien und alkalischen Erden. Es ist als mittelhart zu bezeichnen in bezug auf seine Karbonathärte, d. h. den Gehalt an Kalk und Magnesiakarbonaten bzw. Bikarbonaten; im allgemeinen sind dabei die betreffenden Kalksalze ausschlaggebend. Die Gesamthärte ist recht hoch, bedingt durch den beträchtlichen Prozentgehalt an Natriumchlorid und Calciumsulfat (NaCl 14,16 g/l, CaSO_4 3,4 g/l). Besonders der außerordentlich hohe Gehalt an Gips ist auffallend. Bei Zimmertemperatur sind als Maximum 2023 mg CaSO_4 in 1 l Wasser löslich. Die wesentlich höhere Zahl im Krummen See ist dadurch zu erklären, daß Gips in kochsalzhaltigem Wasser in höherem Maße löslich ist. Ebenso ist der Kaliumpermanganatverbrauch, der die Menge der im Wasser enthaltenen organischen Stoffe angibt, nicht unbeträchtlich; für ein gutes Trinkwasser gilt als Norm 12 mg KMnO_4 g/l. Die Schlußfolgerung, allein deswegen das Wasser als direkt verunreinigt anzusehen, ist aber zu weitgehend. Wären, was schon ein gelblicher bis brauner Ton der Wasserfarbe anzeigen würde, im Krummen See reichlich Huminstoffe vorhanden, die an sich nicht schädlich sind, so hätte die ziemlich hohe Zahl von 38,6 mg/l nichts zu sagen. Dann wäre aber auch die Reaktion des Wassers durch die sogenannten Huminsäuren eher sauer als alkalisch, was nicht der Fall ist. Gegen die Anwesenheit von Huminstoffen in größeren Mengen spricht auch der geologische und örtliche Befund. Auch stark eisenoxydulhaltige Wasser verbrauchen viel Kaliumpermanganat. Auch hierfür aber glaube ich keinen Anhalt zu haben. Das Wasser ist also doch wohl als mäßig organisch verunreinigt zu bezeichnen, wobei allerdings die Herkunft der organischen Verunreinigungen noch nicht klar ist. Für organische Verunreinigungen spricht nun auch die deutliche Reaktion auf Ammoniak. Wenn diese auch durch Eisengehalt bedingt sein könnte, liegt im vorliegenden Fall der erste Schluß näher. Ebenso ist der Nachweis von Spuren von Salpetersäure zu bewerten. Er spricht ebenfalls für Verunreinigung. Es ist allerdings merkwürdig, daß keine salpetrige Säure nachweisbar ist, die diesen Verdacht bestärken würde.

Kalk- und Chloridgehalt sind schon besprochen. Über das Fehlen von Schwefelwasserstoff gilt das von der salpetrigen Säure Gesagte.

Vom Wasser des Schneidegrabens liegt keine Analyse vor, sie dürfte auf Grund der örtlichen Verhältnisse und meiner bisherigen Ausführungen nicht allzusehr abweichend ausfallen.

Betrachten wir nun die Analyse des Mellenseewassers. Es zeigt sich dabei eine große Ähnlichkeit mit voriger Analyse, abgesehen von einigen Punkten, die bei Kenntnis der örtlichen Verhältnisse vorausszusehen waren und auch erklärlich sind.

Analyse II.

Mellensee. Oberflächenwasser.

Wasser: farblos, schwach trübe.

Bodensatz: gering (geringer als im Krummen See), hellbräunlich-grau.

Alkalität: (100 ccm Wasser verbrauchten zur Neutralisation gegen Methylorange) 2,80 ccm $\frac{1}{10}$ n-HCl.

Karbonathärte: 7,8°.

Gesamthärte: 43,1°.

Kaliumpermanganatverbrauch: 48,1 mg/l KMnO_4 .

Ammoniak: deutliche Reaktion, entspricht etwa $\frac{1}{2}$ mg/l NH_3 .

Salpetrige Säure: nicht nachweisbar.

Salpetersäure: Spur.

Kalk: 0,4222 g/l CaO .

Chloride: 2,095 g/l Cl .

Chlornatrium (berechnet aus dem oben gefundenen Chloridgehalt): 3,45 g/l NaCl .

Schwefelwasserstoff (im freien Zustand nicht nachweisbar, desgleichen in gebundenem Zustand nicht nachweisbar).

Es ergibt sich folgendes: Die Alkalität des Wassers im Mellensee ist etwas geringer, entsprechend dem kleineren Gehalt an Alkalien bzw. an alkalischen Erden. Ebenso ist die Karbonathärte geringer, das Wasser steht an der Grenze von weich bis mittelhart. Die Gesamthärte ist ganz bedeutend geringer. Die Erklärung liegt wohl darin, daß mit dem abnehmenden Salzgehalt, der sich schon im Schneidegraben bemerkbar macht, der Gehalt an gelöstem Gips entsprechend seiner geringeren Löslichkeit in weniger natriumchloridhaltigem Wasser abnimmt; ein Teil des Calciumsulfates wird also wieder ausfallen. Noch einmal so groß ist dagegen der Gehalt an Ammoniak, der auf organische Verunreinigung schließen läßt. Freilich enthält das dem See zufließende Grundwasser wohl sicher Huminsubstanzen, finden sich doch, wie schon erwähnt, am Ostufer Ablagerungen von alluvialem Flachmoortorf; auch dürfte mehr Eisenoxydul enthalten sein, wofür der Befund von braunem Eisenhydroxydschlamm in dort gelegenen kleinen Tümpeln spricht. Aber, und das weist auf die größere Möglichkeit von im Mellensee vorliegenden organischen Verunreinigungen hin, der dem See erhebliche

Wassermengen zuführende Schneidegraben fließt durch die Dörfer Sperenberg und Kummersdorf, berührt auch Rehagen und Mellen; hier ist Anlaß genug zur organischen Verunreinigung durch Abwässer menschlicher Betriebe, Fäkalien usw. gegeben. Ob diese Verunreinigungen noch vor Einfluß in den Mellensee durch die Selbstreinigung ausgeglichen werden, erscheint mir sehr fraglich. Dasselbe gilt von dem Vorhandensein der Spuren von Salpetersäure. Und auch, was wieder für organische Verunreinigung spricht, der Kaliumpermanganatverbrauch ist wesentlich größer. Der Kalkgehalt ist aus dem oben angegebenen Grund geringer, ebenso der Chlorid- und Kochsalzgehalt, wozu ja der Zufluß von Süßwasser beiträgt. Der Mellensee ist also wohl erheblich mehr verunreinigt zu bezeichnen als der Krumme See. Der Kaliumpermanganatverbrauch in einem großen reinen See soll zwischen 3—20 mg/l betragen.

Die ganz ähnlichen Verhältnisse und biologischen Befunde im Nottekanal ließen mich von einer Analyse seines Wassers absehen.

Zum Vergleich möge eine Tabelle ein ungefähres Schema für ein Normalwasser geben:

Tabelle VIII (Normalwasser).

Ca + Mg Oxyd	180—200 mg/l
NaCl	33—50 "
Chlor	20—30 "
Salpetrige Säure	fehlt
Ammoniak	Spur
Organische Verbindungen, entsprechend einem Verbrauch von 8—12 mg MnO ₄ .	

Ferner mögen hier die Analysen eines Mansfelder Sees — aus der zitierten Literatur geht nicht klar hervor, welcher gemeint ist — und eines westfälischen Salzgewässers folgen, da beide auch in biologischer Hinsicht mit verglichen werden sollen.

Analyse III.

Mansfelder See.

I. Obere Wasserschicht:		II. Tiefere Schichten:
CaSO ₄	0,3525	0,1510
K ₂ SO ₄	0,0096	0,0229
MgCl ₂	0,0121	0,0194
NaCl	0,1134	0,7594
SiO ₂	0,0002	0,00071
Summe der Salze: 0,1683		0,95431

Nach ZACHARIAS („Zur Kenntnis der Fauna des Süßen und Salzigen Sees bei Halle a. S.“) bestreitet ULE, daß das Tiefenwasser der Mansfelder Seen einen höheren Salzgehalt als das Oberflächenwasser habe.

Demgegenüber stehen die Angaben von REINHARDT, die ich in Analyse III anführe. Auch zeigen die Messungen des Salzgehaltes in der Unterelbe und im Kaiser-Wilhelm-Kanal die Salzgehaltzunahme in der Tiefe.

Analyse IV.

Salzgraben bei Westernkoten (Westfalen).

KNO ₃	0,0280	g/l
KCl	1,288	„
NaCl	73,62	„
NaBr	0,0248	„
NaJ	0,00024	„
LiCl	0,0399	„
NH ₄ Cl	0,0148	„
CaCl ₂	2,542	„
CaSO ₄	1,982	„
Ca(HCO ₃) ₂	1,592	„
Sr(HCO ₃) ₂	0,1483	„
Mg(HCO ₃) ₂	1,401	„

Sa.: 82,68 g/l

Nach diesen geologisch-hydrographischen Erörterungen soll die ökologisch-faunistische Schilderung der einzelnen Gewässer folgen. Wie bereits einleitend gesagt worden ist, liegt meines Wissens bisher nur ein biologisches Gutachten der Landesanstalt für Fischerei vor, das sich auf den Mellensee bzw. Nottekanal erstreckt, auf das ich am Ende des faunistischen Teiles eingehen werde. Wenn auch meine Arbeit sich im folgenden vorwiegend mit der Molluskenfauna beschäftigen soll, werden zur Ergänzung des biologischen Bildes und zum Hinweis auf eventuell spätere Arbeiten über das Gebiet auch sonstige faunistisch-ökologische Tatsachen Berücksichtigung finden.

Entsprechend der natürlichen Gliederung des Gebietes beginne ich mit der Schilderung des Krummen Sees bei Sperenberg. Über die geologischen und hydrographischen Verhältnisse ist bereits berichtet. Der See ist etwa 1,6 km lang, an der breitesten Stelle nur etwa 250 m breit; hier ist auch die tiefste Stelle mit 7,2 m Tiefe, sonst beträgt sie im Durchschnitt nur 3 m. Das erst flache Südufer steigt nach Osten zu allmählich an und ist hier mit Gebüsch bedeckt; das Nordufer ist leider zum Teil seiner Ursprünglichkeit beraubt; in der Nordostecke wird der Abraum der Gipswerke in den See geschüttet. Dann folgen bis nach Sperenberg flache, ziemlich kahle Uferstellen. Der Pflanzenwuchs im See ist recht spärlich, wenigstens was Phanerogamen anlangt. Am Ufer bildet fast überall *Phragmites communis* (Trinius) mehr oder weniger dichte Bestände, ein Beweis, daß ihm der hohe Salzgehalt des Wassers nicht schadet. Sonst habe ich nie phanerogame Wasserpflanzen gefunden. Da aber durch geologische Untersuchungen festgestellt werden konnte,

daß am Grunde des Sees erhebliche Ablagerungen von Faulschlamm (Sapropel) vorhanden sind, muß vor der Versalzung des Sees eine Sumpf- und Wasserpflanzenvegetation vorhanden gewesen sein, die dem allmählich zunehmenden Salzgehalt zum Opfer fiel. An zwei Stellen des Nordufers schieben sich in den See breite Deltabildungen hinein, die wohl dem von den Gipswerken zugeführten Schotterwaschwasser, natürlich auch starken Regenfällen, die vom Ufer lehmig-sandige Bestandteile mitnehmen, ihre Entstehung verdanken. Hier fand ich am 8. IX. 23 blühende Exemplare der Strandaster, *Aster tripolium* L. Exkursionen zum Krummen See machte ich am 16. VII. 21, 4. VII. 22, 26. V. 23, 8. IX. 23, 4. X. 23. Sie ergaben das völlige Fehlen von Wassermollusken, auch im Genist am Ufer konnte ich keine leeren Schalen bzw. Reste davon finden. Dagegen sind Landmollusken bei Sperenberg reichlicher vertreten; die Ursache liegt offenbar im Kalkgehalt des Bodens (Gips, kalkhaltiger Geschiebelehm). Solche Stellen sind ja in der sonst wegen ihres vorherrschenden sandigen Bodens an Landmollusken ziemlich armen Mark reicher an Pulmonaten. Ich erinnere in diesem Zusammenhang an das Rüdersdorfer Muschelkalkgebiet. In außer Betrieb befindlichen Stellen des Gipsbruches sammelte ich *Helix pomatia* L., *Euomphalia strigella* Drp., *Pupilla muscorum* L., *Vallonia costata* Müller. REINHARDT gibt außerdem in seiner Arbeit „Verzeichnis der Weichtiere der Provinz Brandenburg“ 1899 das Vorkommen von *Helix hortensis* Müller bei Sperenberg an, die ich selbst aber nicht fand. Herr Studienrat ROYER, der die im Märkischen Museum befindliche Molluskensammlung ordnete, und den ich auf Funde aus meinem Untersuchungsgebiet zu achten bat, fand ein dort befindliches Exemplar von *Buliminus tridens* Müll. mit der Fundortangabe „Sperenberg“. Ich habe auch diese Art, die in der Mark ziemlich spärlich vorkommt und im Erlöschen zu sein scheint, dort nicht gefunden. Von Süßwassermollusken gibt REINHARDT von Sperenberg — aber ohne näheren Fundort — *Planorbis nitidus* Müll. an; ob er aber im Krummen See vorkam, geht daraus nicht hervor. Sonst konnte ich in seinem Werk keine Angaben über die ehemalige Molluskenfauna des Krummen Sees feststellen. Auch im Märkischen Museum scheint kein Material aus ihm vorhanden zu sein.

Beachtung verdient das jetzt sehr häufige Vorkommen einer typisch xerophilen Landschnecke, der *Xerophila obvia* Hartm. REINHARDT erwähnt das Vorkommen dieser nicht zu übersehenden Art nicht; es ist aber bekannt, daß gerade *Xerophila*-Arten leicht und häufig verschleppt werden, vor allem mit Sämereien, z. B. Luzerne. So dürfte auch *Xerophila ericetorum* Müll. nach Rüdersdorf gelangt sein. Auch bei dem Vorkommen von *Xerophila obvia* bei Sperenberg ist an eine seitdem erfolgte Verschleppung zu denken. Anfänglich sammelte ich

die Art nur in verlassenen Teilen des Gipsbruches, fand sie aber in diesem Jahr fast in der ganzen Umgebung des Krummen Sees. Der Fundort dürfte für die Mark neu sein. Bemerkenswert ist bei dem Vorkommen noch, daß fast der ganze Bestand eine nur sehr schwach entwickelte Bänderung besitzt, ein erheblicher Teil der natürlich lebend gesammelten Exemplare kann als zur *forma alba* Westld. gehörig betrachtet werden.

Fische habe ich im See nie beobachtet, auch nicht die sonst gegen Kochsalzlösungen so unempfindlichen Stichlinge. Wie ich später ausführen werde, verträgt *Gasterosteus aculeatus* L. weit höheren Gehalt an Natriumchlorid. Nach den Angaben des Bademeisters fehlen Fische bis auf gelegentlich vorkommende Aale dem See ganz. Dasselbe bemerkt Bergrat WIEGERS. K. MÖBIUS und FR. HEINCKE („Die Fische der Ostsee“) sagen vom Flußaal: „Der Aal kommt in der ganzen Ostsee vor, in allen brackigen Buchten und einmündenden Flüssen.“ Sein vorübergehender Aufenthalt im Krummen See, dessen Salzgehalt schwächer ist als der der westlichen Ostsee, erscheint mir also glaubhaft.

Dagegen finden sich unter den niederen Tieren verschiedene regelmäßige Bewohner des Sees. In den zahlreichen im See schwimmenden Algenwatten finden sich Oligochäten und Ciliaten. Im Schlamm des Sees leben zahlreiche Larven von Zuckmücken (Chironomiden). Im Hinblick auf die sehr schwierige und noch in Entwicklung begriffene Systematik der Chironomiden sah ich von der Bestimmung ab. Am 8. IX. 23 schwärmten dicht über dem See massenhaft die Imagines und an Pflanzenteilen fanden sich im Wasser überall die Laichballen. Schlammproben enthielten auch — außer vielen Diatomeen — Oligochäten und die Larven von Mücken der Gattung *Tanytus*. Ebenso findet sich im See als Larve *Culex*. In dem vermodernden Laub und Schlamm zwischen Schilf am Südufer konnts ich auch die Larven von *Stratiomys chamaeleon* L. beobachten, im Wasser schwimmend auch rote Hydracarin.

Bemerkenswert scheint mir auch die Avifauna zu sein. Neben Arten wie *Motacilla alba* L., *Emberiza schoeniclus* L., *Acrocephalus arundinaceus* L., deren Vorkommen nur erwähnt sei, beobachtete ich sowohl im Jahre 1922 wie mehrere Male 1923 den Flußuferläufer (*Tringoides hypoleucos* L.) und Flußregenpfeifer (*Charadrius dubius* Scop.). Beide Arten mit Vorliebe auf den erwähnten Deltabildungen, auf denen sie sehr oft Nahrung aufnehmend, dicht am Wasser entlangliefen. Als Nahrung kommen hier vorwiegend die erwähnten Dipterenlarven in Frage. Ich glaube mit ziemlicher Sicherheit behaupten zu können, daß beide Arten hier Brutvögel sind. Ebenso auffallend ist als negatives Ergebnis das fast völlige Fehlen der sonst in der Mark auf fast allen Gewässern so häufigen Bläßhühner und des Haubentauchers. Nur ein-

mal traf ich zwei Blässhühner auf dem Krummen See am 26. V. 23. Sollte nicht das Fehlen von Mollusken bzw. Fischen, die für diese Vögel als Nahrung wichtig sind, auch ihr Nichtvorkommen erklären?

In dem sehr rasch fließenden Werkgraben, der das Tiefbauwasser dem See zuführt, konnte ich kein Tierleben feststellen; am Ufer wächst der Salzspark (*Spergularia salina* Presl.). Der das Tiefbauwasser enthaltende Tümpel zeigt dasselbe Bild wie der See; von Phanerogamen nur *Phragmites communis* und am Ufer der eben genannte Salzspark. Den Grund des Tümpels bildet schwarzer Schlamm, der deutlich nach Schwefelwasserstoff riecht und dem in großen Mengen Gasblasen entströmen, wohl CH_4 , H_2S usw. Mollusken fehlen auch hier. Auf dem sehr verschmutzten Wasser treiben aus Chlorophyceen, Cyanophyceen sowie Diatomeen bestehende Algenwatten. Das Gewässer ist offenbar stark organisch verunreinigt. Wenn also auch die faunistischen Ergebnisse am Krummen See nicht erheblich sind, lassen sie einige interessante Vergleiche zu, mit den Ergebnissen der Untersuchung der westfälischen Salzwasserfauna durch THIENEMANN und SCHMIDT.

Hier wie dort fehlen in stark salzhaltigem Wasser phanerogame Wasserpflanzen (in Westfalen kommt *Zanichellia pedicellata* Wahlenberg vor). *Phragmites* verträgt Salzgehalt; ich fand es auch auf Hiddensoe am Strand unmittelbar neben Blasentang (*Fucus vesiculosus* L.), ferner in dem stark salzhaltigen Schlamm der Kanäle hinter dem Deich bei Büsum (Ditmarschen). Gemeinsam ist der Fauna des Krummen Sees und der westfälischen Salzwasserfauna das Vorkommen der Larven von *Culex* — *Culex pipiens* noch in einem Wasser, das als Maximum 154,918 g Salze in 1 l Wasser (davon vorwiegend NaCl) enthielt, ferner das Vorhandensein der Larven von *Stratiomys* (*Stratiomys riparia* Mg.) im Graben bei Salzkotten mit einem Salzgehalt von 9,180—28,781 g/l. An beiden Orten finden sich Larven von Chironomiden. Sehr zahlreich waren die Imagines auf Hiddensoe (14.—17. V. 21), Larven auch in Grundproben vom Schlamm des Innenstrandes. Zuckmückenlarven kommen auch in den Spritzwasserlachen der Meeresküste (rock pools) vor, die starken Schwankungen des Salzgehaltes und der Temperatur unterworfen sind.

Gemeinsam ist die Häufigkeit von Diatomeen, die auch in den Mansfelder Seen eine große Rolle spielen, ebenso war in der Uferzone des Salzigen Sees massenhaft eine rote Wassermilbe (*Diplodontus despiciens* O. F. Müll.) vertreten. Übereinstimmend ist als negativer Charakterzug das Fehlen von Coelenteraten, Spongien, Hirudineen, Ephemeriden, Perliden, Bryozoen, Amphibien.

Mehrere Planktonproben aus dem Krummen See ergaben das Vorwiegen von Rotatorien, unter denen sich manche interessante Art befinden dürfte. Auch im Plankton der Mansfelder Seen spielen Rotatorien

eine große Rolle. Im Krummen See fand ich vor allem Vertreter der Gattungen *Anuraea* und *Brachionus*.

Wie ist das Fehlen von Mollusken zu erklären? Es wird nicht richtig sein, allein den Salzgehalt des Sees als Ursache anzusehen. Wenn auch, wie sich zeigen wird, nur eine Anzahl unserer Wassermollusken als euryhalin bezeichnet werden kann und der Grad dieser Eigenschaft verschieden ist, so verträgt doch *Limnaea ovata* Drp. noch höheren Salzgehalt; im Graben bei Westernkotten (Westfalen) kommt sie in verschiedenen Konzentrationen, als Maximum bei einem Gehalt von 25,370 g/l, also über 2,5% vor. Die sonst im Salzwasser lebenden Süßwassermollusken sind allerdings erheblich empfindlicher. Die Analyse wies auf eine nicht unerhebliche Verschmutzung hin — die Larven von Chironomiden sind häufig polysaprob, allerdings kein untrügliches biologisches Kennzeichen. Kochsalzgehalt und Verschmutzung, vielleicht auch der hohe Prozentsatz an gelöstem Gips scheinen also, gemeinsam wirkend, das Molluskenleben unmöglich zu machen.

Im Gegensatz dazu steht natürlich die Fauna des süßen Neuendorfer Sees, dessen Nordspitze, soweit zugänglich, untersucht wurde. Der verbindende Graben war, wie schon geschildert, nur am 26. V. 23 geöffnet. Der breitere, in den Krummen See einmündende Teil ohne pflanzliches oder tierisches Leben; der schmale fließende Teil am Neuendorfer See enthielt außer Schilf dichte Bestände von *Elodea canadensis* und Laichkraut. Von Mollusken *Bythinia tentaculata* L. und leere Schalen von *Dreissensia polymorpha* Pall. Im Neuendorfer See die Schalen derselben Art, lebende *Limnaea palustris* Müll.; beim Arbeiten mit dem Netz erbeutete ich auch einen Steinbeißer (*Cobitis taenia* L.). Am 8. IX. 23 war die Verbindung der Seen unterbrochen; das tierische Leben ist im Neuendorfer See reichlich (Wasserkäfer und -milben, *Gasterosteus aculeatus* L., *Carinogammarus Roeselii* Gervais). Von Mollusken sammelte ich, ohne hier auf Vollständigkeit Wert zu legen, zumal das morastige Ufer und ein dichter Schilfgürtel mich nur an wenigen beschränkten Stellen an den See herankommen ließen, folgende Arten:

Limnaea palustris Müll.,

„ *auricularia* L.

„ *ovata* Drp.

Planorbis carinatus Müll.

„ *vortex* L.

Bythinia tentaculata L.

Dreissensia polymorpha Pall.

Schon diese kleine Zahl zeigt den ganz anderen ökologischen Charakter des Sees. Gemeinsam ist aber dem Krummen See und Neuendorfer See das Vorkommen der Larven von *Stratiomys*, ein Beweis, unter wie

verschiedenen Bedingungen sie leben können. Am 26. V. 23 hörte ich aus dem Schilf und Seggendickicht am Nordende des Neuendorfer Sees eine Vogelstimme, als deren Urheber ich das kleine Sumpfhuhn (*Porzana parva* Scop.) vermute. Ornithologen seien darauf zum Zwecke genauer Nachprüfung hingewiesen. Über die Stimmäußerungen dieses schwer zu beobachtenden Vogels vgl. Ornithol. Monatsber. Jg. 32, Nr. 1. 1924.

Ebenso spärlich wie im Krummen See war die Ausbeute im Schneidegraben. Der biotopische Charakter desselben ist der eines ziemlich schnell fließenden Baches. An den meisten Stellen im Mittel 2 m breit, etwa $\frac{1}{2}$ m tief, kommen nur einige breitere, flachere und langsam fließende Stellen vor, z. B. bei Rehagen. Untersucht wurde der Schneidegraben mehrere Male (26. V. 23, 4. VII. 23, 8. IX. 23, 5. X. 23). In dem ersten Teil seines Laufes vom Krummen See ab fehlen wie dort Wasserpflanzen, am Ausfluß aus dem See schwimmen Algenwatten und im Wasser flottieren Schwänze des Abwasserpilzes *Leptomitus*, organische Verunreinigungen anzeigend, die wohl von den dicht dabei stehenden Häusern herrühren. Tierisches Leben ist nicht nachweisbar. Hinter Sperenberg, nach Kummersdorf zu, treten dann große Stränge festsitzender Grünalgen auf, die bis zur Mündung in den Mellensee nun nicht mehr fehlen. Bei Mellen, kurz vor der Mündung in den See kommt in großen Mengen ein Laichkraut vor, das ich allerdings, da Blüten fehlten, nicht sicher bestimmen konnte (*Potamogeton pectinatus* L.?). MOEBIUS und HEINCKE führen als Brackwasserpflanzen u. a. an: *Potamogeton pectinatus* L., *Arundo phragmites* L., *Scirpus maritimus* L., *Scirpus Tabernaemontani* Gmel., *Chara baltica* Fries., *Chara aspera* Deth., *Chara fragilis* Dew., *Nitella nidifica* Müll., *Enteromorpha intestinalis* L. Davon finden sich einige Arten bzw. nahe Verwandte auch im Mellensee. Es ist interessant, daß gerade die Potamogetonaceae an verschiedenen Salzgehalt angepaßt sind; außer den überwiegend im Süßwasser vorkommenden Arten der Gattung *Potamogeton* findet sich im Süß- und Brackwasser *Zannichellia*, *Ruppia* an der Meeresküste, *Zostera* marin. In diesen Algen- und Laichkrautsträngen findet sich niederes Tierleben, dem sonst die stellenweise starke Strömung den Aufenthalt kaum möglich machen würde. Sie sucht darin Schutz und Nahrung. So sammelte ich bei Mellen mehrmals Larven von Agrioniden und zahlreiche Mückenlarven (*Tanypus*). Agrionidenlarven lebten in einem Salzgraben bei Sassendorf (Westfalen) mit einem Gehalt von 8,860—22,789 g/l. In den Algenfäden, vorwiegend war *Zygogonium pectinatum* Kirch., waren zahlreiche Diatomeen, besonders aus dem Formenkreis der *Synhedra ulna* Ehrbg. vertreten. Stiehlinge (*Gasterosteus aculeatus* L.) fand ich schon hinter Sperenberg, stets zu beobachten waren sie im letzten Teil des Grabens vor dem Mellensee, aus welchem sie in diesen einwandern. Bekanntlich kommt *Gasterosteus aculeatus* in zwei, allerdings durch

Übergänge verbundenen Formen vor, der an den Seiten gepanzerten *trachurus*-Form und der an den Seiten weniger gepanzerten *leiurus*-Form; erstere soll im Salzwasser, letztere im Süßwasser vorherrschen. Außerdem besteht ein biologischer Unterschied, indem die Salzwasserform kein Nest baut, wie es auch bei Salzwasserform von *Gasterosteus pungitius* der Fall ist. Es wäre interessant, festzustellen, welche Form bzw. in welchem Verhältnis zueinander beide Formen in den Sperenberger Salzgewässern vorkommen und wie hier die Fortpflanzung ist. Da das Vorkommen von *Gasterosteus aculeatus* im Schneidegraben das Maximum seiner Anpassung an Salzgehalt im fraglichen Gebiet vorstellt — falls er nicht auch noch im Krummen See beobachtet werden sollte —, ist ein Vergleich mit seinem Vorkommen im westfälischen Salzwasser angebracht. Hier ist er stellenweise in sehr hohem Salzgehalt beobachtet worden, und zwar in der *gymnurus-leiurus*-Form in einem Graben bei Salzkotten mit 5,615—25,367 g/l Salzgehalt, bei Sassendorf außerordentlich häufig bei 7,219—28,781 g/l. THIENEMANN fand ihn im Geithebach noch bei 58,9 g/l, also über 5%iger Salzlösung an. Die Höchstgrenze soll bei 6—7% liegen.

Meine Hoffnung, an der Einmündung des vom Schumkese in den Schneidegraben kommenden Abflusses eine reichere Tierwelt zu finden, wurde nicht erfüllt. Nach der Karte hatte ich einen, dem Schneidegraben an Wassermenge etwa gleichen Zufluß erwartet. Ich fand aber nur einen unbedeutenden, stark verwachsenen und langsam fließenden Wiesengraben. Da in der Nähe Gleisanlagen der Eisenbahnbrigade sich befinden, durch welche die Örtlichkeit verändert sein kann, war der Graben vielleicht früher wasserreicher. Der einzige Befund waren mehrere dicht an der Einmündung im Schneidegraben an Steinen angeheftete Puppen von Trichopteren. In dem Salzgraben bei Salzkotten (Westfalen) lebten Limnophilidenlarven bei 6,309 g/l. Lebende Mollusken konnte ich im Schneidegraben nicht finden, auch nicht an einer dafür geeigneten breiteren sumpftartigen Stelle bei Rehagen. Hinter der Einmündung des genannten Grabens fand ich im Sand der Uferböschung mehrere Schalenstücke von Najaden, und zwar ein Bruchstück der rechten Schalenklappe von *Unio tumidus* Retz., stark verwittert und nur mit Spuren der Schalenoberhaut, aber an der Wirbelskulptur als zu dieser Art gehörig zu erkennen. Ferner ein Bruchstück der linken Schale derselben Art im selben Erhaltungszustand. Schließlich einen Teil der linken Schale einer *Anodonta*, offenbar *Anodonta piscinalis* Nilss. Da im Bach lebende Muscheln nicht zu finden waren, die Schalen auch schon einen alten Eindruck machen, muß für ihr Vorkommen eine Erklärung gesucht werden. Es gibt verschiedene Möglichkeiten. Bei einer einzelnen Schale wäre der Transport durch einen größeren Vogel — etwa Krähen — möglich, der das Weichtier verschleppt hätte, um

den Inhalt zu fressen. Ich glaube jedoch eher, daß die Schalen bei einem Frühjahrshochwasser aus dem vom Schumkeseer kommenden Graben in den Schneidegraben eingespült und später bei Reinigungsarbeiten ans Ufer geworfen wurden, oder sie sind Reste der ehemaligen Fauna des Schneidegrabens selbst.

Nach dem negativen Befund im Krummen See war im Schneidegraben nicht mehr zu erwarten. Denn die Verhältnisse sind in ihm für Weichtiere nicht günstiger. Der schnelle Lauf und das Fehlen geeigneter Vegetation auf größeren Strecken verhindern die Ansiedlung von Wasserschnecken. Nur die Napfschnecke, *Ancylus fluviatilis* Müll. bevorzugt schnellfließende Bäche, aber mit reinem Wasser und Steinen zum Festsetzen. In der Mark ist sie überhaupt ziemlich selten. Im Schneidegraben dürfte ihrer Ansiedlung der hohe Salzgehalt im Wege stehen, gegen den sie sicher empfindlich ist. Sie kommt oder kam im Salzigen Mansfelder See mit 0,15% vor, ist ja auch Leitfossil für die nacheiszeitliche stark ausgesüßte Ostsee während der *Ancylus*-Periode. Sonst kommt in schnellfließenden Gewässern wohl nur die mit breiter Mündung festsetzende *Limnaea ovata* Drp. vor, z. B. noch in der Isar bei München. Von Muscheln kommen in Bächen *Sphaerium corneum* L. und *Pisidium amnicum* Müll. vor; auch für die wird hier der Salzgehalt zu hoch sein, ebenso wie für Najaden. Doch sind von diesen Bachformen von *Unio tumidus* Retz. und *Anodonta piscinalis* Nilss. (in der Bachkümmerform *Anodonta anatina* L.) bekannt. Somit könnten die gefundenen Schalenstücke Reste der ehemaligen Fauna sein.

Der Mellensee, von dem die Anregung zu meinen Untersuchungen ausging, hat auch die meisten und interessantesten Ergebnisse gebracht. Da über die Geologie und Hydrographie bereits gesprochen ist, sei nur nachgetragen, daß der Mellensee etwa 3 km lang, an der breitesten Stelle etwa 1,1 km breit ist. Über die Tiefenverhältnisse gibt Karte II Auskunft. Die Ufer des Sees zeigen durchaus verschiedenen Charakter. Das Westufer ist mit Kiefernwald bestanden, soweit nicht Häuser usw. vorhanden sind. Zwischen ihm und den See schiebt sich ein schmaler Streifen Erlenbruchwald mit seinen Begleitpflanzen ein. Dann folgen Schilfbestände. Das Ost- und Südufer wird gebildet von Wiesen, bzw. nach dem See zu von Flachmoorbildungen. Diese Wiesen sind botanisch interessant durch ihre reiche Vegetation. Es ist nicht meine Aufgabe, diese Pflanzenwelt zu schildern, aber es seien wenigstens einige halophile Pflanzen genannt: *Juncus Gerardi* Loisl., *Scirpus Tabernaemontani* Gmel., *Triglochin maritima* L., *Trifolium fragiferum* L., *Lotus tenuifolius* Rehb., *Samolus Valerandi* L., *Glaux maritima* L. Von sonst bemerkenswerten Pflanzen nenne ich den großen Reichtum der Wiesen an Orchideen (*Orchis paluster* Jacq., *Orchis Rivini* Gouan, *Orchis maculatus* L., *Epipactis palustris* Crntz., *Gymnadenea conopea* R.); ferner *Pinguicula*

vulgaris L., *Dianthus superbus* L., *Thalictrum flavum* L., *Cladium Mariscus* R., *Erythraea litoralis* Tries. Nach dem See zu folgen auf die Wiesen ausgedehnte Schilfbestände, die, verbunden mit morastigem Boden, die Untersuchung erschweren und nur an wenigen Stellen ein Vordringen bis zum See selbst erlauben. Exkursionen zum Mellensee wurden unternommen am 10. VII. 21, 17. VI. 22, 22. V. 23, 3. VI. 23, 4. VII. 23, 25. VIII. 23, 8. IX. 23 und 4. X. 23.

Bei der Besprechung der hydrographischen Verhältnisse erwähnte ich schon, daß den drei im Salzgehalt wesentlich verschiedenen Teilen des Sees auch drei biologische Teile entsprechen.

Zunächst das Salzwassergebiet an der Einmündung des Schneidegrabens in den See. Auch hier stehen dichte Schilfbestände. Lebende Mollusken habe ich hier nie gefunden; auch sonst keine Vertreter der niederen Tierwelt. In leeren Schalen sammelte ich *Limnaea ovata* Drp. (drei Exemplare) und *Bythinia tentaculata* L. (ein Exemplar). Da lebende Mollusken hier nicht vorkommen, sind die Schalen offenbar angespült. Die Salzwasserzone des Mellensees ergibt also denselben negativen Befund wie der Krumme See und der Schneidegraben.

Im Verhältnis zu dem sehr beschränkten Raum, den dieser Bereich vom gesamten See ausmacht, ist die Brackwasserzone sehr groß, umfaßt sie doch den gesamten See, abgesehen von der Umgebung des Großen Wünsdorfer Fließes. Schon meine ersten Exkursionen ließen mich erkennen, daß nur an wenigen Stellen dieses Gebietes auf eine Ausbeute zu hoffen sei. Das Westufer erwies sich als nicht günstig für Molluskenleben (nur Schilfbestände fast ohne andere Wasserpflanzen, Sandgrund). Am Nordufer sind infolge von bebauten Grundstücken nur wenige Stellen der Untersuchung zugänglich. Auch am Ostufer verhindern, wie schon oben erwähnt, fast überall dichte Schilfbestände das Vordringen zum See. Ähnlich ist es am Südufer. Günstig ist aber die am Ostufer liegende Badeanstalt. Hier ist der Strand freigehalten worden, ein Badesteg führt ins Wasser und dieses selbst ist weithin so seicht, daß man bequem darin waten, beobachten und sammeln kann. Meine meisten Funde stammen von dieser Stelle. Hier ermöglicht auch das seichte Wasser auf teilweise schlammigem Grund das Molluskenleben in reicherm Maße. Im folgenden werde ich zunächst Mollusken und niedere Tiere gemeinsam behandeln, dann auf die Varietäten und Formen der Weichtiere, auch im Vergleich mit denen anderer Gewässer, eingehen, zum Schluß einiges über die Wirbeltiere des Sees berichten. Die Ergebnisse mögen nun folgen.

Am Westufer keine lebenden Mollusken, auch keine leeren Schalen am Ufer, bis auf ein Bruchstück einer Schale von *Unio*. Da der Salzgehalt hier der gleiche wie überall im Brackwassergebiet des Sees ist, muß die Ursache des Fehlens von Mollusken im Sandgrund und im

Mangel von Wasserpflanzen, Schilf ausgenommen, liegen. In der Nordostecke des Sees fand ich nur einmal in ganz seichtem Wasser ein lebendes junges Exemplar von *Limnaea ovata* Drp. An der Badeanstalt, Ostufer, sammelte ich im Sommer 1922 folgende Arten:

Limnaea ovata Drp., leere, aber frische Schalen.

Vivipara contecta Müll., eine alte beschädigte Schale.

Bythinia tentaculata L., zahlreich in leeren, zum Teil frischen Schalen.

Valvata antiqua Sow., spärlich und nur tot.

Neritina fluviatilis L., sehr spärlich, leere, ziemlich frische Schalen.

Anodonta picinalis Nilss, leere Schalen, aber nicht gerade selten.

Dreissensia polymorpha Pall., am Ufer leere Schalen häufig.

Also zusammen sieben Arten, doch keine davon lebend, trotz meines sorgfältigen Sammelns.

Bei der ersten diesjährigen Exkursion am 22. V. 23 fand ich auf den nördlich der Badeanstalt liegenden — nicht unter Wasser stehenden — aber sehr feuchten Salzwiesen (dichte Bestände von *Heleocharis palustris* und *Glaux maritima*) zahlreiche lebende Exemplare von *Limnaea ovata* Drp. und *Limnaea palustris* Müll., seltener *Planorbis planorbis* L., dieselben Arten auch in leeren Schalen, ebenso, aber selten *Planorbis carinatus* Müll. Dieser Fund von Wasserschnecken außerhalb des Wassers, wenn auch auf nassem Boden, erscheint überraschend. Die Erklärung liegt wohl darin, daß der nach der Schneeschmelze stets höhere Wasserstand des Sees im Frühjahr die benachbarten, ganz flachen Wiesen überschwemmt, beim Fallen des Wassers aber die Mollusken zum großen Teil zurückbleiben und nun, solange sie genügende Feuchtigkeit haben, auf den Wiesen weiterleben. Nahrung dürfte ihnen nicht fehlen, als Pulmonaten sind sie an Luftatmung angepaßt. An ein aktives Wandern aufs Land — wie es bei *Limnaea truncatula* Müll. vorkommt, die am wenigsten von allen Limnäeen ans Wasser gebunden ist (z. B. auf nur schwach überrieselten Felsen in der Breitachklamm im Allgäu von mir gefunden) — glaube ich nicht, wenn man auch in Aquarien öfter Limneen und Planorben das Wasser verlassen und über ihm sich festsetzen sieht. Gelegentlich entweichen sie aus ihren Behältern, vertrocknen aber bald.

Sehr zahlreich waren auf den Salzwiesen Wolfsspinnen (Lycosiden). Es wäre darauf zu achten, ob es unter ihnen halophile Arten gibt wie die in Siebenbürgen und in den Salinen bei Triest vorkommende *Lycosa entzi* Chyz. et Kulz.

Bei der Badeanstalt fand ich nur leere Schalen von *Valvata antiqua* (spärlich) und *Dreissensia* (häufig), aber keine lebenden Mollusken. Gehäuse von Trichopterenlarven, die oft die Schalen kleiner Arten als Baumaterial enthalten und beim Sammeln beachtet werden müssen,

enthielten Schalen von *Limnaea palustris*, *Planorbis planorbis* und *Planorbis spirorbis* L. Am 3. VI. wurden auf den Salzwiesen die oben genannten Arten noch lebend gesammelt. Dagegen waren am 4. VII. dort keine lebenden Mollusken mehr zu finden. Mit zunehmender Austrocknung des Bodens waren die Tiere eingegangen. Im seichten Wasser an der Badeanstalt sammelte ich aber — bereits im See selbst — zwei lebende, mittelgroße *Limnaea ovata*, eine am Landungssteg, eine im Characeenrasen. Weite Strecken des seichten Wassers sind an der Badeanstalt von Characeen bedeckt (*Chara ceratophylla*, *aspera* und *Nitella*). Am Ufer zwischen *Phragmites* dichte Schöpfe von Grünalgen (*Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria*). Erwähnt sei hier auch, daß im Mellensee die wohl ursprünglich marine Alge *Enteromorpha intestinalis* vorkommt. Über die Molluskenfauna der *Chara*-Rasen hat STEUSLOFF einige Beobachtungen mitgeteilt; sie ist charakterisiert durch wenige, oft kümmerlich entwickelte Arten. Die Schnecken scheinen auf den meist auf Sandgrund wachsenden, mit Kalk inkrustierten einförmigen Beständen von *Chara* und *Nitella* unter ungünstigen Bedingungen zu leben. Hierzu trägt wohl auch der meist über diesen untiefen Stellen lebhafte Wellenschlag bei. Da auch im wenig salzigen Wasser der Ostsee derartige *Chara*-Wiesen vorkommen, wollte ich schon hier auf sie hinweisen.

4. VII. 23: An der Badeanstalt liegen stets leere Schalen von *Dreissensia polymorpha* in Mengen; sie werden sogar auf den benachbarten Feldern zum Düngen benutzt. Am Badesteg und den Schilfstengeln zeigen sich oberhalb des Wasserspiegels kochsalzhaltige Schlammkrusten.

25. VIII. 23: Auf den Salzwiesen sind lebende Mollusken nicht mehr zu finden, die dort noch liegenden leeren Schalen entsprechen Tieren, die ein Drittel bis einhalb ihrer normalen Größe erreicht haben. Am Ufer bei der Badeanstalt sind große Haufen von *Chara* angespült, da es am Vorabend sehr windig gewesen war. In ihnen liegen neben alten auch frische Schalen von *Dreissensia*, *Bythinia tentaculata* (häufig), *Valvata antiqua* Sow., ein junges totes Exemplar von *Bythinia leachi* Shepp. Ferner Schalen bzw. Bruchstücke von Najaden und zwar *Unio tumidus* Retz. und *Anodonta piscinalis* Nilss., letztere auffallend dickschalig, noch das Tier enthaltend. Im See selbst nur einige wenige erwachsene *Limnaea ovata* Drp. An der Landgrenze der Schilfzone fand ich im ganz seichten Wasser, das nur 1—2 cm hoch den weichen warmen Schlamm bedeckte, zahlreiche lebende *Limnaea ovata* (erwachsen und jung) und halb erwachsene *Limnaea palustris*. Das Molluskenleben scheint sich also, wenigstens soweit es diese beiden Arten betrifft, auf die Uferzone zu beschränken. Dafür spricht ja auch das nur ganz vereinzelte Vorkommen von *Limnaea ovata* im See selbst.

Am Westufer fand ich keine Mollusken.

Planktonproben vom Badesteg aus gesammelt, am 3. VI. und 25. VIII. ergaben ein überwiegend aus Crustaceen bestehendes Ergebnis (Copepoden, z. B. *Cyclops strenuus*, *Cyclops insigne*, *Bosmina*, *Diaptomus*, Nauplien). Schwärmlarven von *Dreissensia* fand ich nicht darin, jedoch kann das bei beiden Proben an der ungünstigen Zeit liegen; die Larven von *Dreissensia* schwärmen Ende Juni bis Anfang Juli, wenigstens liegt in dieser Zeit das Maximum ihres Auftretens in Seenplankton.

Die Untersuchung einer Schlammprobe vom Mellensee ergab Larven von *Chironomus*, *Ceratopogon*, Oligochäten, Ciliaten, Diatomeen. Der Schlamm roch nach Schwefelwasserstoff. Massenhaft war am 4. VII. eine intensiv grüne Wasserblüte — auch im Anfangsteil des Kanals — aus *Microcystis flos-aquae* Kirchn. bestehend. Eine Planktonprobe vom X. 23 enthielt *Cyclops insigne*, Nauplien, zahlreiche *Anuraea cochlearis* Gosse und *Anuraea aculeata* Ehrbg. sowie die Alge *Bulbochaeta*.

Von niederen Tieren seien genannt Larven von Chironomiden (Badeanstalt), im Schilf am Ufer häufig *Gyrinus bicolor* Payc., der eine Besonderheit des Sees zu sein scheint und Wasserwanzen aus der Gattung *Sigara*.

8. IX. 23: Außer den gewöhnlich in leeren Schalen zu findenden Arten eine leere Schale von *Vivipara contecta* Müll. 4. X. 23: An der Badeanstalt neben den schon genannten Arten eine lebende *Planorbis planorbis* L.; die Molluskenbestände am seichten Ufer enthalten nur noch wenige lebende *Limnaea palustris* Müll. Am Südufer aber noch im Brackwassergebiet des Sees (vgl. Karte Stat. VII) fand ich nur einmal am 25. VIII. eine junge lebende *Limnaea ovata*.

Der Süßwasserteil des Sees, also die nächste Umgebung der Einmündung des Großen Wünsdorfer Fließes wurde am 22. V. und 25. VIII. 23 untersucht. An ersterem Tage fand ich keine Mollusken. Neben Schilf waren auch hier dichte Bestände von *Typha*, Laichkräuter (*Potamogeton crispus* L. und *Potamogeton perfoliatus* L.), *Fontinalis antipyretica* L., *Batrachium divaricatum* Wimm., *Lemna trisulca* L., *Sium latifolium* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Elodea*, also eine bedeutend reichere Phanerogamenflora also sonst im See, ferner zahlreiche Grünalgen.

Am 25. VIII. sammelte ich hier mehrere erwachsene *Limnaea stagnalis* L., mittelgroße *Planorbis planorbis* und junge *Limnaea ovata* Drp. (sowie Laich von Limneen), sämtlich lebend. Besonders muß das Vorkommen von *Limnaea stagnalis* erwähnt werden, die ich im Mellensee nur hier finden konnte. Ferner tot ein noch geschlossenes Exemplar von *Sphaerium corneum* und ein Exemplar von *Vivipara fasciata* Müll. Beide sind wohl von dem in der Nähe einmündenden Großen Wünsdorfer Fließ in den See eingespült. An Trichopterengehäusen Schalen von

jungen *Limnaea stagnalis*, *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Planorbis vortex*, *Bythinia leachi* und *Bythinia tentaculata*.

Bedeutend reicher ist im Südteil des Mellensees auch das niedere Tierleben. Im Süßwassergebiet sammelte ich unter Steinen *Planaria lugubris* O. Schm., *Dendrocoelum lacteum* Müll. und deren Kokons. In den Mansfelder Seen kommt von trieladen Turbellarien neben *Polycelis nigra* Müll. ebenfalls *Dendrocoelum lacteum* Müll. vor; letztere Art sammelte ich auch auf Characeenrasen in der Ostsee zwischen Hiddensee und Rügen. Ferner fanden sich Kokons von *Nephele vulgaris* Moq-Tand., Larven von Agrioniden, zahlreich *Carinogammarus roeselii* Gervais, *Asellus aquaticus* L., Puppen von Trichopteren, Wasserkäfer, z. B. auch die Larve von *Dytiscus*, Milben. Weiter westlich, schon im Brackwasser, *Nepa cinerea* L. Zahlreich waren auch die leeren Puppengehäuse von Chironomiden.

Zum Vergleich seien hier einige Daten über das Vorkommen niederer Tiere im westfälischen Salzwasser angeführt. *Dytiscus*-Larven in einem Tümpel bei Sassendorf bei 59,408 g/l; *Gyrinus natator* L. in einem Tümpel mit Überflußwasser des Geithebaches bei 75,780 g/l; *Nepa cinerea* Graben bei Salzkotten 6,002—8,378 g/l; *Gammarus pulex* Graben bei Salzkotten 5,615—25,370 g/l; *Asellus aquaticus* (Salzkotten, Sassendorf siehe oben). Über Agrioniden- und Trichopterenlarven im Salzwasser waren schon vorher Angaben gemacht.

Betrachten wir nun die in der nächsten Umgebung des Sees an dessen Ostufer liegenden Tümpel und das zuströmende Süßwasser. Die Tümpel enthalten Süßwasser oder nur einen sehr geringen Salzgehalt bei hohem Wasserstand des Sees. In einer kleinen, eisenhydroxydhaltigen Lache am Südufer sammelte ich am 3. VI. 23 zahlreiche lebende *Limnaea truncatula* Müll., die aber nach dem Austrocknen des Tümpels nicht mehr zu finden waren. Am 25. VIII. in einer kleinen Lache junge *Limnaea palustris*. Ein anderer Tümpel enthielt *Limnaea palustris* Müll. und Larven von *Dytiscus* sowie *Eristalis*. In einer größeren Wasseransammlung fand ich *Planorbis planorbis* häufig, *Planorbis contortus* L., *Planorbis nitidus* Müll., *Planorbis spirorbis* L., *Sphaerium corneum* L., Libellenlarven und eine Larve von *Triton vulgaris*.

Das Kleine Wünsdorfer Fließ ist sehr dicht verwachsen, etwa 2 m breit, aber die Strömung und der Wasserstand gering. Es geht dann — fast stagnierend — in ein Schilfdickicht über, welches es leider nicht möglich macht, bis zum See selbst zu gelangen. Am Ufer sammelte ich feuchtigkeitsliebende Landschnecken, *Zonitoides nitida* Müll. und zahlreich *Succinea pfeifferi* Rssm. (letztere an Wasserpflanzen wie *Acorus Calamus* L., *Sium latifolium* L., *Iris pseud-acorus* L.); die Art wird von REINHARDT vom Mellensee angegeben. Am See selbst habe ich aber keine *Succinea*-Art gefunden. Von Wasserschnecken fand ich hier

Planorbis corneus L., *Planorbis vortex* L., *Planorbis nitidus* Müll., *Planorbis contortus* L., *Limnaea stagnalis* L., *Vivipara contecta* Müll. und nur in einem Exemplar *Bythinia leachi* Shepp. Von niederen Tieren *Asellus aquaticus* L. und *Dendrocoelum lacteum*.

Der wichtigste Süßwasserzufluß ist das Große Wünsdorfer Fließ. Es ist etwa 4—5 m breit, etwa 1 m tief; die Strömung recht lebhaft. Unter Wasser sind dichte Bestände von *Elodea canadensis* und Laichkrautarten. Hier sammelte ich folgendes:

Planorbis corneus L.,
 „ *vortex* L.,
Limnaea stagnalis L.,
Physa fontinalis L.,
Vivipara contecta Mill., in einer kleinen Form häufig,
Bythinia tentaculata L., ziemlich häufig,
 „ *Leachi* Shepp., seltener als vorige Art,
Neritina fluviatilis L., Eikapseln dieser Art auch an Schalen von *Vivipara*.,
Anodonta cellensis Gm.,
Sphaerium corneum L.,
Pisidium amnicum Müll.,
 „ *subtruncatum* Malm.

Also eine ziemlich reiche Molluskenfauna. Von sonstigen niederen Tieren waren zahlreich *Carinogammarus Roeselii*, Wasserkäfer und Libellenlarven.

Die dem Mellensee zufließenden Süßwasser sind für die Tierwelt desselben von großer Bedeutung. Es sind die Reservoirs, aus denen immer wieder tierisches Leben durch aktive Einwanderung oder passiv vom Wasser mitgeführt dem See zugeführt werden kann. Damit soll nicht gesagt sein, daß infolge der Versalzung des Mellensees die ursprünglich darin vorhandene Fauna gänzlich vernichtet worden wäre und erst von der Umgebung aus eine völlige Neubesiedelung erfolgt sei. Ich werde auf die ehemalige Molluskenfauna des Sees, soweit darüber Nachrichten vorliegen, noch eingehen. Vor allem scheint es mir wichtig, einen Vergleich zwischen der jetzt im Mellensee lebenden Molluskenfauna und der seiner Umgebung anzustellen, wobei ich mich nicht darauf beschränken will, das Vorhandensein oder Fehlen einer Art zu konstatieren, sondern soweit es möglich ist, die Ursachen dafür zu ergründen. Zunächst soll noch einmal zur besseren Übersicht eine Liste der im Mellensee von mir gesammelten Arten gegeben werden, deren Zahl 17 beträgt.

Mollusken des Mellensees.

1. *Limnaea stagnalis* L., nur im Südteil, lebend gesammelt.
2. „ *ovata* Drp., lebend im ganzen See.
3. „ *palustris* Müll., lebend im Brackwasser des Sees und in Tümpeln am See.
4. „ *truncatula* Müll., Tümpel am See.
5. *Planorbis planorbis* L., lebend im Süß- und Brackwasser, auch in Tümpeln am See.
6. „ *carinatus* Müll., nur vereinzelt tot gesammelt.
7. „ *spirorbis* L., nur an den Gehäusen von Trichopterenlarven, vielleicht eingespült.
8. *Vivipara contecta* Müll., zwei Exemplare an der Badeanstalt tot gesammelt, vermutlich eingespült.
9. „ *fasciata*, ein Exemplar tot am Südufer, wohl eingespült.
10. *Bythinia tentaculata* L., zahlreich tot gesammelt, aber sicher im See lebend.
11. „ *leachi* Shepp., ein totes Exemplar an der Badeanstalt, ein weiteres an einem Trichopterengehäuse am Südufer, beide wohl eingespült.
12. *Valvata antiqua* Sow., nicht selten tot gesammelt.
13. *Neritina fluviatilis* L., sehr spärlich tot gesammelt.
14. *Unio tumidus* Retz, tot gesammelt.
15. *Anodonta piscinalis* Nilss., lebend und tot gesammelt.
16. *Sphaerium corneum* L., am Südufer ein Exemplar tot gesammelt.
16. *Dreissensia polymorpha* Pall., zahlreich tot gesammelt, am, sicher im See lebend.

Gemeinsam sind dem See und der Umgebung (Großes und Kleines Wünsdorfer Fließ, Tümpel am See) folgende Arten: *Limnaea stagnalis* L. (Gr. Wünsdorfer Fließ); *Limnaea palustris* Müll. (Tümpel am See); *Planorbis planorbis* L. und *Planorbis spirorbis* L. (desgl.); *Vivipara contecta* Müll. (Gr. Wünsdorfer Fließ); *Bythinia tentaculata* L. (Gr. Wünsdorfer Fließ); *Bythinia leachi* Shepp. (Gr. und Kl. Wünsdorfer Fließ); *Neritina fluviatilis* L. (Gr. Wünsdorfer Fließ); *Sphaerium corneum* L. (Tümpel am See, Gr. Wünsdorfer Fließ), also zusammen neun Arten.

Es ist aber zu bedenken, daß von den in der angegebenen Liste genannten Arten ein Teil sicher nicht im Mellensee lebend vorkommt. *Limnaea truncatula* war in einem dicht am See gelegenen, vielleicht schwach brackigen Tümpel zu finden; solche oft sehr kleine Wasseransammlungen zieht diese Art dem Aufenthalt in Seen und Strömen ganz entschieden vor; dem See selbst fehlt sie also. Für sie ist auch ein Gewässer mit dem bachartigen Charakter des Großen Wünsdorfer Fließes schon ungeeignet. Ferner sind die nur in einzelnen Stücken

gesammelten Arten (*Vivipara contecta*, *Vivipara fasciata*, *Bythinia leachi*, *Planorbis spirorbis*, *Sphaerium corneum*) mit großer Wahrscheinlichkeit nur als eingespült zu betrachten, sie kommen in der Nachbarschaft des Sees vor, mit Ausnahme von *Vivipara fasciata*, für die ich noch keinen näheren Fundort kenne, ihn aber, da ich das Stück am Südufer nahe der Einmündung des Großen Wünsdorfer Fließes fand, in letzterem vermute. *Planorbis carinatus* ist nur vereinzelt von mir gefunden worden, könnte aber, da er größere Gewässer (Seen) bevorzugt, doch im Mellensee lebend vorkommen. Ich kann hier hinzufügen, daß *Planorbis planorbis* nicht nur in Seen und langsam fließenden Strömen, sondern in kleineren Gräben und Tümpeln zu finden ist.

Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß im See noch Pisidien zu finden wären, vielleicht auch *Sphaerium*. Letzteres zeigte sich bei meinen Versuchen gegen schwache Salzlösungen nicht empfindlich, auch kommen Pisidien und Sphärien in den Mansfelder Seen vor. Daß ich im See keine gesammelt habe, ist kein unbedingter Beweis für ihr Fehlen. Lassen sich doch gerade Pisidien erfolgreich nur mit großen Blechsieben aus dem Schlamm sammeln; große Stellen des Ufers konnte ich, da ich keinen Kahn zur Verfügung hatte, nicht absuchen, leider deswegen auch nicht dredgen. Es bleiben für den Mellensee als sicher dort lebend — entweder lebend gesammelt oder häufig am Ufer tot gefunden — nur zehn Arten, und zwar: *Limnaea stagnalis*, *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Planorbis planorbis*, *Bythinia tentaculata*, *Neritina fluviatilis*, *Valvata antiqua*, *Unio tumidus*, *Anodonta piscinalis*, *Dreissensia polymorpha*. Von diesen kommen auch in der nächsten Umgebung vor: *Limnaea stagnalis*, *Limnaea palustris*, *Planorbis planorbis*, *Bythinia tentaculata*, *Neritina fluviatilis*, also fünf Arten.

Im allgemeinen ist die Wassermolluskenfauna in den zahlreichen Gewässern der norddeutschen Tiefebene reich entwickelt, wovon ich mich noch durch Vergleichsexkursionen zum Müggelsee und an die Havel überzeugte. Konnte ich doch sogar schon im erst seit 10 Jahren unter Wasser stehenden Tiefbau bei Rüdersdorf 7 Arten sammeln.

Es ergibt sich also, daß die Molluskenfauna des Mellensees ein an Arten arme Süßwasserfauna ist. Fahren wir in der kritischen Sichtung des gesammelten Materials fort, so finden wir weiter folgendes:

Limnaea stagnalis ist, wie schon oben betont, auf den Süßwasserteil beschränkt, wohin sie vom großen Wünsdorfer Fließ leicht gelangen kann.

Limnaea ovata ist die am häufigsten und im See am verbreitetsten vorkommende Art. Sie verträgt recht hohen Salzgehalt (bei Westernkotten im Maximum 2,5%), dementsprechend kommt sie auch in dem brackigen Teil der Ostsee wohl überall vor. Ich glaube, daß diese Art sicher die Versalzung des Sees in allmählicher Anpassung vertragen hat und am meisten Anspruch machen kann, im See als autochthon zu

gelten. In der Umgebung des Sees konnte ich sie nicht finden, was ebenfalls für altes Bürgerrecht im See spricht.

Fast dasselbe gilt von der nicht ganz so häufigen *Limnaea palustris*. Da sie auch in benachbarten Tümpeln vorkommt, kann sie, wenn bei Überschwemmungen diese mit dem See in Verbindung treten, in letzteren einwandern; sie kann ebensogut schon vor der Versalzung im See gelebt haben. Es können also auch die kleinen benachbarten Wasseransammlungen die Fauna des Sees beeinflussen. Darin liegt ihre Bedeutung. Da nun durch verschiedene Witterung (lange Regen- oder Trockenperioden) der Salzgehalt des Sees Schwankungen unterliegen wird, halte ich es wohl für möglich, daß die Molluskenfauna der Umgebung bald mit größerem, bald mit geringem Erfolg an der Besiedlung des Sees teilnehmen kann, der Artenbestand also nicht stets derselbe sein muß. So ist es denkbar, daß die eine oder andere Art sich für längere oder kürzere Zeit im See heimisch machen, sich an den Salzgehalt gewöhnen kann oder bald wieder ausstirbt.

Von *Planorbis planorbis*, der lebend gesammelt in seiner Häufigkeit die dritte Stelle einnimmt, aber doch schon erheblich spärlicher auftritt, wäre dasselbe wie bei der vorigen Art zu sagen.

Planorbis spirorbis halte ich, wie schon bemerkt, nur für aus der Nachbarschaft eingespült.

Leider konnte ich *Planorbis carinatus* nur vereinzelt auf den Salzwiesen tot sammeln. Sein Vorkommen im See wäre um so interessanter, als er bisher, soweit mir Literatur darüber zur Verfügung steht, nur bei Narwa (Ostsee) im Brackwasser gefunden ist.

Von *Vivipara contecta*, *Vivipara fasciata* und *Bythinia leachi* war schon die Rede.

Häufig, aber nur in toten, allerdings teilweise frischen Stücken mit Deckel ist *Bythinia tentaculata*. Sie dürfte sicher im See auch lebend zu finden sein, dafür spricht auch ihr Vorkommen im Brackwasser anderer Orte — worüber ich im faunistischen Teil bei den einzelnen Arten näher eingehen werde — und ihr Verhalten bei meinen Versuchen. Wahrscheinlich hat auch diese Art von jeher Bürgerrecht im See.

Dasselbe betrifft *Valvata antiqua*, die mir leider zu Versuchen nicht zur Verfügung stand. Daß sie in der Nachbarschaft fehlt, liegt daran, daß sie im allgemeinen nur in Seen oder langsam fließenden großen Gewässern vorkommt. Auch sie ist also im See heimisch, allerdings nicht häufig zu finden.

Neritina fluviatilis kommt entsprechend den von ihr an ihren Aufenthalt gestellten Bedingungen nur im See und im Großen Wünsdorfer Fließ vor, aber an beiden Orten sehr spärlich. Versuche ergaben übereinstimmend mit ihrem häufigen Vorkommen im Brackwasser anderer Örtlichkeiten ihre Anpassungsfähigkeit an Salzwasser, auch sie wird

schon vor dem Einfluß von Salzwasser in den See in ihm gelebt haben. Über ihre Brackwasserformen und andere Arten der Gattung berichte ich später.

Von den beiden Arten von Najaden (*Unio tumidus* und *Anodonta piscinalis*) vermute ich dasselbe. Außerdem können sie infolge ihrer an Fischen parasitierenden Larvenform (Glochidien) von diesen immer wieder in den See übertragen werden. Beide scheinen nicht gerade selten zu sein.

Dreissensia polymorpha fehlt, da sie ähnlich wie *Neritina fluviatilis* größere Gewässer (Seen und Flüsse) bevorzugt, den kleineren Gewässern der Umgebung. Sie wird sicher im See lebend vorkommen, wenn ich auch nur leere Schalen sammeln konnte; diese sind aber am See sehr häufig und zum Teil noch frisch, auch beide Schalenklappen bisweilen durch das Schloßband verbunden. Sie erwies sich auch in Versuchen gegenüber Natriumchloridlösungen als anpassungsfähig. Außerdem kommt diese Art schon in ihrer südrussischen Heimat gelegentlich in Brackwasser vor, was merkwürdigerweise bisweilen bezweifelt worden ist. SCHERMER hat darüber in einer Arbeit im Nachrichtenblatt der Deutschen Malacozoologischen Gesellschaft (Jg. 51, H. 3. 1919) berichtet und die Art selbst im Brackwasser gesammelt. LAUTERBORN gibt in LAMPERT: „Leben der Binnengewässer“ wohl außer Südrubland das Schwarze und Kaspische Meer als Heimat der Art an. Über den Salzgehalt fand ich als Durchschnittswert für das Schwarze Meer 1,7%, für das Kaspische Meer 1,3% Salzgehalt. HESSE bezeichnet die Art direkt als Brackwassertier, das allerdings, wenn es einmal von diesem aus in das Süßwasser eingedrungen ist, eine spätere Steigerung des Salzgehaltes nicht mehr vertragen soll. Die Art dürfte, als noch durch den Nottekanal Schiffsverkehr mit dem Mellensee bestand, auf dem Wege Spree—Dahme—Nottekanal in den See gelangt sein, sicher auch schon vor dem Einfluß von Salzwasser in den See. Ich glaube also nicht, daß diese Art gegen nachträgliche, nicht zu große Steigerung des Salzgehaltes sehr empfindlich ist. Allerdings ist *Dreissensia* nach dem Eindringen von Salzwasser in den Kaiser-Wilhelm-Kanal im Flemhuder See ausgestorben. Dort beträgt der Salzgehalt aber auch wesentlich mehr als im Mellensee; an drei Stellen ergaben sich folgende Werte:

4,62	pro	Mille	Oberfläche	9,72	pro	Mille	in	5	m	Tiefe
4,3	„	„	„	7,7	„	„	„	3,5	m	„
8,69	„	„	„	9,73	„	„	„	4	m	„

Anderweitige Forschungen über diese Frage wären sehr erwünscht. Mir ist noch nicht klar, wo im Mellensee die Art lebend zu finden wäre, denn ich wüßte keine Stellen, die für das Festheften mit ihrem Byssus geeignet wären. Gemauerte Ufer fehlen; am Badesteg konnte ich sie

nicht finden. Vielleicht liegen auf dem Seegrund Steine oder sie sitzt, wie man oft auf Schlamm oder Sandgrund beobachten kann, in Klumpen auf den Schalen von *Unio* und *Anodonta*.

Über die Arten, die früher — vor der Versalzung — im Mellensee vorkamen, liegen leider nur spärliche Mitteilungen vor. Die meisten unserer Süßwassermollusken sind so verbreitet, daß auch in einer Provinzialfauna nicht alle Fundorte angegeben sind. Das spricht aber durchaus nicht für ihr Fehlen, sondern gerade bei den oft so formveränderlichen Süßwassermollusken, z. B. Limneen und Najaden, sind bisweilen nur Fundorte besonderer Formen erwähnt. REINHARDT gibt folgende Arten vom Mellensee an:

- Limnaea auricularia* L. v. *ampla* Hartm.
 „ „ L. v. *tumida* Held.
 „ *palustris* Müll. v. *corvus* Gmel.
Planorbis leucostoma Mill.
Anodonta cellensis Gmel.
 „ *piscinalis* Nilss.

Ich erhielt von der zoologischen Abteilung des Steiermärkischen Landesmuseums (Graz) unter einer größeren Anzahl mir zur Bestimmung übersandter Najaden auch ein Exemplar *Anodonta piscinalis* aus dem Mellensee, offenbar vor der Versalzung desselben gesammelt, das mit der heute darin lebenden *Anodonta piscinalis* völlig identisch ist.

Von diesen Arten fand ich, wie ausgeführt, nur *Anodonta piscinalis* und *Limnaea palustris*, aber von letzterer Art nicht die var. *corvus* Gmel. Diese Varietät scheint nirgends im Brackwasser vorzukommen, dürfte also ausgestorben sein. Auch von *Anodonta cellensis* kenne ich kein solches Vorkommen, für sie gilt wohl das gleiche. Merkwürdigerweise konnte ich bisher nie *Limnaea auricularia* finden, sie ist ebenso aus der Fauna des Sees verschwunden, obwohl sie, z. B. im Mansfelder See, im Brackwasser vorkommt. Auch *Planorbis leucostoma* verträgt z. B. im Mansfelder See Kochsalzgehalt. Er könnte vielleicht von mir übersehen worden sein, was ich jedoch nicht glaube. *Limnaea palustris* v. *corvus* und *Anodonta cellensis* scheinen, da ich keine Fundstelle mit merkbarem Salzgehalt kenne, infolge der Versalzung ausgestorben zu sein. *Limnaea auricularia* kommt, wie erwähnt, im Salzigen Mansfelder See vor, dessen Salzgehalt nur 0,15% beträgt, ferner im ganz schwach brackigen Haddebyer Noor (Schleswig); sollte also auch für sie die Zunahme des Salzgehaltes auf das Doppelte die Ursache ihres Aussterbens sein? Nach meinen Versuchen und dem Vorkommen der Art in anderen Brackwässern scheint sie tatsächlich weniger euryhalin als etwa *Limnaea ovata* und *Limnaea palustris* zu sein. Dagegen führt REINHARDT *Planorbis leucostoma* vom Süßen Mansfelder See mit 0,3%

Salzgehalt, also fast so stark wie im Mellensee an. Bei dieser Art kann ich keine Ursache ihres jetzigen Fehlens feststellen.

Nun noch einiges über die Arten, die in der Nachbarschaft des Sees vorkommen und ihm selbst fehlen. Dazu gehören einige kleine Arten der Gattung *Planorbis*, nämlich: *Planorbis nitidus*, *contortus*, *spirorbis*, *vortex*, sowie *Planorbis corneus*. Von diesen bevorzugen die ersten vier im allgemeinen — Ausnahmen kommen natürlich vor — kleinere Gewässer wie Gräben, Sümpfe usw.; hierin könnte die Ursache ihres Fehlens im See zu suchen sein; Salzgehalt vermeiden sie nicht stets, wie z. B. die Mansfelder Seen zeigen: *Planorbis vortex*, *nitidus* im Süßen Mansfelder See, *Planorbis contortus* im Salzigen See. Es ist also nicht richtig, nur den Salzgehalt des Mellensees für ihr Fehlen verantwortlich zu machen, es können auch die in ihm herrschenden anderen Lebensverhältnisse (Mangel an Phanerogamen, stärkerer Wellengang) Mitursache sein. *Planorbis corneus* (Großes Wünsdorfer Fließ) scheint ähnlich wie *Limnaea auricularia* empfindlicher gegen Salzgehalt zu sein (nur bekannt in der fast süßen Innenbucht der Schlei und bei Narwa). Er fehlt auch den Mansfelder Seen. Hier ist also der hohe Salzgehalt die direkte Ursache, die wahrscheinlich sein Aussterben veranlaßt hat, denn früher wird er sicher im Mellensee vorgekommen sein.

Physa fontinalis L. kommt im Großen Wünsdorfer Fließ vor. Sie verträgt Kochsalzgehalt, kommt im Salzigen Mansfelder See, auch in der Ostsee in den finnischen Scheren vor, allerdings an beiden Örtlichkeiten mit erheblich niedrigerem Salzgehalt. Sie ist sonst in Seen, z. B. im Müggelsee, sehr gemein. Man könnte doch auch hier im größeren Salzgehalt die Ursache ihres Fehlens vermuten. Bei meinen Versuchen lebte sie noch in 0,3%iger NaCl-Lösung, ging aber durch einen Unfall zugrunde.

Daß ich die nur vereinzelt in leeren Schalen im See gefundenen *Vivipara*-Arten für angespült halte, erwähnte ich schon. Beide sind recht empfindlich gegen Salzgehalt. Ich fand nur Angaben über das Vorkommen von *Vivipara contecta* im sehr schwach brackigen Wasser bei Frederickshamm (Helsingfors) und in der Bucht von Riga. Diese ist aber durch die einmündende wasserreiche Düna — in der ich beide Arten sammelte — und kleinere Zuflüsse (Aa) sicher sehr ausgesüßt. *Vivipara fasciata* lebt ebenfalls in der Rigaer Bucht und bei Windau; aber auch hier führt der gleichnamige Fluß der Ostsee Süßwasser zu. Da aber *Vivipara contecta*, wie später ausgeführt wird, im Nottekanal vorkommt, kann ich, so naheliegend es sonst wäre, den Salzgehalt als ausschlaggebenden Faktor zu betrachten, keinen mir stichhaltigen Grund für ihr Fehlen im See angeben. Und doch ist anzunehmen, daß diese Art im See, in dem sie sicher vor der Versalzung vorkam, zugrunde gegangen ist.

Bythinia leachi Shepp. kommt, wenn ich GOLDFUSS recht verstehe, auch nur im ganz schwach brackigen Salzigen Mansfelder See vor; ich glaube, daß auch ihr der Salzgehalt des Mellensees eine dauernde Ansiedlung unmöglich macht, obwohl sie in der Nachbarschaft zu finden ist.

Da *Sphaerium* und Pisiden auch in den Mansfelder Seen leben, könnten sie noch im Mellensee zu finden sein. Es ist möglich, daß, wie ich schon bemerkte, die Arten von mir übersehen worden sind.

Betrachten wir nun die gesamten Arten näher in bezug auf ihre Formen, womit ich hier sowohl Varietäten wie Standortsformen meine.

Limnaea stagnalis L. Die im Südteil des Mellensees gesammelte Form entspricht, wenn auch nicht in allen Stücken in gleicher Weise, der var. *vulgaris* W. WESTERLUND führt in seiner Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien mehrere Formen aus der Ostsee an (var. *bottnica* Cles., var. *baltica* Lindstr., var. *Livonica* Kob.). Ich selbst besitze durch die Liebenswürdigkeit von Prof. Dr. LUTHER mehrere Exemplare von *Limnaea stagnalis* von Uferfelsen bei der Zoologischen Station Tvärminne bei Helsingfors. Diese Exemplare stimmen ganz auffallend mit der Form großer wellenbewegter Seen überein, nämlich der var. *lacustris* Stud. vom Bodensee und einer Form vom Ostufer des Großen Müritzsees (Mecklenburg). Ich konnte mich davon durch Vergleich mit Exemplaren meiner Sammlung überzeugen. Es handelt sich nach meiner Meinung bei der im schwachen Salzwasser der östlichen Ostsee vorkommenden *Limnaea stagnalis* um eine wahrscheinlich durch den Salzgehalt bedingte Kümmerform und zugleich um eine Anpassung an den erheblichen Wellengang der freien See. Dieser zwingt das Tier, sich mit möglichst breiter Basis festzusetzen, was zur Verbreiterung der letzten Windung und andererseits um die Hebelwirkung auf das Gewinde abzuschwächen, zu einer Verkürzung desselben führt.

Limnaea ovata Drp. Die am und im Mellensee gesammelten Stücke zeigen ein ziemlich einheitliches Gepräge, wenn auch einzelne etwas gestreckter und schmaler sind, mit längerem Gewinde, andere kürzer, mit bauchigerem letztem Umgang. Sie entsprechen am besten der var. *inflata* Kob. Die auf den Salzwiesen gesammelte Form ist kleiner, die Färbung schmutziger; es handelt sich aber wohl bei ihr um noch nicht erwachsene Stücke, die infolge der Austrocknung der Wiesen im Sommer vor Beendigung des Wachstums zugrunde gingen. Ein gänzlich abweichendes, sehr kleines Exemplar mit sehr verbreiteter Mündung und verkürztem Gewinde als Reaktionsform gegen Wellenschlag, zugleich auch Kümmerform, tot am Einfluß des Schneidegrabens gesammelt (angespült). Mit der in der Ostsee vorkommenden var. *baltica* L., von der ich Vergleichsmaterial von Hiddensoe, der Unterwarnow bei Rostock, Hangö und Tvärminne (Finnland) besitze, zeigt die Mellenseeform keine Berührungspunkte. Entsprechend der großen Anpassungsfähig-

keit an den Salzgehalt des Wassers kann die var. *baltica* nicht als Kümmerform aufgefaßt werden, wie mir gerade die finnischen Exemplare zeigen; die durchaus kräftig entwickelt sind.

Limnaea palustris Müll. Die im See und auf den Salzwiesen gesammelten Exemplare können als eine kleine Standortsform des Typs aufgefaßt werden. Geringfügige Abweichungen in bezug auf die Wölbung der Windungen, die Tiefe der Naht, kommen vor, doch erscheint es mir nicht gerechtfertigt, die Stücke zu einer der vielen Varietäten zu stellen. Im ganzen macht *Limnaea palustris* vom Mellensee den Eindruck der Verkümmernng. Vergleichsmaterial von Tvärminne, der var. *fusca* C. Pfr. angehörig, zeigt dasselbe.

Über die Planorben und *Vivipara* des Mellensees ist nichts zu bemerken, allenfalls, daß die *Planorbis planorbis* nur in mittelgroßen, nicht erwachsenen Exemplaren vorkommt. Auch sie wird auf den Salzwiesen vor Beendigung ihres Wachstums eingegangen sein.

Bythinia tentaculata L. Der Vergleich erwachsener Exemplare mit solchen aus anderen märkischen Gewässern (Havel, Spree, Müggelsee) zeigt, daß es sich um eine normal entwickelte Form handelt. Einzelne Exemplare neigen zu der bauchigen var. *ventricosa* Mke., andere, und zwar die Mehrzahl, durch verlängertes Gewinde und stärker gewölbte Umgänge zur var. *producta* Mke., sind aber größer als dieselbe Varietät aus dem nur schwach brackigen Wasser des Haddebyer Noors (Schleswig). Eine Verkümmernng ist nicht zu bemerken. Vergleichsmaterial aus der Unterwarnow bei Rostock und dem Färösund (Gotland) zeigt, soweit das spärliche Material einen Schluß zu ziehen gestattet, dasselbe.

Valvata antiqua Sow. Die Exemplare aus dem Mellensee sind durchschnittlich nicht kleiner als solche aus dem Müggelsee, zwar wesentlich kleiner als die Exemplare vom Stettiner Haff, aber andererseits wieder größer als die Zwergform aus Chara-Rasen vom Dringissee (Litauen). Auffallend ist eine, allerdings nicht bei allen Stücken gleich gut entwickelte Spiralskulptur, die besonders um den Nabel deutlich ist und fast zu schwacher Kielbildung führt. Mein Material reicht aber nicht aus zu entscheiden, ob es sich dabei um eine individuelle Abweichung oder eine Standortsform handelt. WESTERLUND sagt von der Art: „Gehäuse glänzend, dicht und fein gestreift.“

Neritina fluviatilis L. Leider liegt von dieser Art aus dem Mellensee nur spärliches Material vor, da ich sie nur im Jahre 1922 sammeln konnte. Sie scheint aber wesentlich kleiner zu sein als sonst in märkischen Gewässern, wie ich durch Vergleich mit Material aus der Havel und dem Müggelsee feststellen konnte. In der Farbe stimmt sie mit Exemplaren aus diesen Gewässern überein, auf schwarzem Grunde weiße, netzförmige Zeichnungen. Die Farbe aber ist bei Neritinen außerordentlich variabel, *Neritina fluviatilis* kommt, um die Extreme

zu nennen, einfarbig schwarz, z. B. Weichsel bei Modlin, und einfarbig gelb (Gardasee) vor; dazwischen sind sämtliche Übergänge in der Entwicklung der dunklen Zeichnung, die schließlich die Grundfarbe ganz verdrängen kann, zu finden. Ich glaube also, daß im Mellensee eine Kümmerform der *Neritina fluviatilis* lebt. Außerdem verglich ich mit ihr Exemplare von Hangö und Tvärminne (Finnland), Insel Vilm bei Rügen, Hiddensee, Kirchsee bei Poel (Wismar), Unterwarnow bei Rostock. Es zeigt sich dabei, daß alle diese aus Brackwasser stammenden Stücke — mit Ausnahme der von Vilm — zwerghaft klein sind. Auch Exemplare vom Mansfelder See, als var. *halophila* Klett bezeichnet, konnte ich vergleichen. Ich kann zwischen der var. *baltica*, von WESTERLUND als forma *baltica* der var. *littoralis* L. bezeichnet, und der var. *halophila* Klett keinen wesentlichen Unterschied finden. Dementsprechend halte ich es für richtiger, beide Bezeichnungen als identisch anzusehen und beide Formen zu einer zusammenzuziehen. Es handelt sich nach meiner Meinung sowohl in den Mansfelder Seen bzw. im Mellensee wie im Brackwasser der Ostsee um eine durch den Salzgehalt entweder direkt oder indirekt erzeugte Zwergform. Systematisch steht der Familie Neritinae die der Neritidae am nächsten, die fast ausschließlich marin ist. Die Neritinen sind zum größten Teil Süßwasserbewohner; unter ihnen befinden sich die größten und am kräftigsten entwickelten Arten im Süßwasser der Tropen, z. B. Philippinen. Dagegen sind die wahrscheinlich wieder sekundär ins Meer eingewanderten Arten, z. B. *Neritina viridis* L., *Neritina meleagris* Lm., *Neritina Schulzi* Grimm (Kaspisches Meer), *Neritina liturata* Eichw. (Kaspisches Meer) und dementsprechend auch die var. *halophila* bzw. *baltica* der *Neritina fluviatilis* sehr kleine Arten.

Anodonta piscinalis Nilss. Die Art kommt im Mellensee in zwei Formen vor, einer sehr dünnchaligen, aber ganz typischen und einer im Gegensatz dazu auffallend starkchaligen, die man am besten *Anodonta piscinalis* Nilss. var. *crassa* f. *lacustris*, d. h. biologisch betrachtet als eine starkchalige Seeform der *Anodonta piscinalis* bezeichnen könnte.

Das spärliche Material von *Unio tumidus* Retz. erlaubt keine Schlüsse zu ziehen.

Dreissensia polymorpha Pall. Die Form des Mellensees ist etwas kleiner als sonst in märkischen Gewässern. Das größte Exemplar aus dem Neuendorfer See ist 31 mm lang, aus dem Mellensee 26 mm. Die Zickzackzeichnung tritt bei den Mellenseexemplaren zurück. Es scheint sich um eine Verkümmderung zu handeln, wie sie auch SCHERMER bei im Brackwasser gesammelten Exemplaren der Art fand.

Die im Großen Wünsdorfer Fließ gesammelten Anodonten sind bei sehr ähnlicher Umrißform in der Schalendicke sehr verschiedene. Ich möchte sie als eine — vielleicht infolge nicht günstiger Lebensbedin-

gungen — verkümmerte Form von *Anodonta cellensis* Gm. bezeichnen, teils als var. *crassa*, teils als var. *tenuis*. Doch ist zu genauer Prüfung mein Material noch nicht reichlich genug, da *Anodonta cellensis* ebenfalls recht variabel ist.

Zum Schluß meiner Beobachtungen am Mellensee noch einige Mitteilungen über die Wirbeltiere.

Von Vögeln konnte ich folgende Arten feststellen:

Colymbus cristatus L., Haubentaucher. Den ganzen Sommer über auf dem See, aber doch nicht so häufig wie sonst auf den Gewässern der Mark.

Larus ridibundus L., Lachmöve. Vereinzelt im Oktober 23.

Anas boschas L., Stockente. Das ganze Jahr über, aber nicht häufig.

Anas crecca L., Krickente. Ein Weibchen am 25. VIII. 23.

Vanellus vanellus L., Kiebitz. Brutvogel der Wiesen am See.

Totanus totanus L., Rotschenkel. In mehreren Paaren am See brütend.

Tringoides hypoleucus L., Flußuferläufer. Ein Pärchen am See.

Numenius arquatus L., Brachvogel. Auf den Nottewiesen nördlich vom See.

Fulica atra L., Bläßhuhn. Den Sommer über auf dem See, nur spärlich vertreten, dagegen vor dem Abzug im Herbst in größeren Flügen.

Botaurus stellaris L., Große Rohrdommel. Am 22. V. 23 am Tage aus dem Schilf rufen gehört.

Ardetta minuta L., Zwergrohrdommel. Am 8. IX. beobachtet.

Ardea cinerea L., Fischreiher. Am 22. V. und 4. VII. drei Exemplare am Mellensee.

Circus aeruginosus L., Rohrweihe. Am 4. VII. beim Einfallen ins Schilf beobachtet.

Milvus korschun Gmel., Schwarzer Milan. Den ganzen Sommer über am See.

Von Kleinvögeln erwähne ich nicht sämtliche beobachteten Arten, sondern im allgemeinen nur solche, die als Bewohner von Binnengewässern das biologische Bild des Mellensees vervollständigen helfen:

Motacilla alba L., weiße Bachstelze; *Budytes flavus* L., Viehstelze; *Anthus pratensis* L., Wiesenpieper; *Acrocephalus arundinaceus* L., Rohrdrossel; *Acrocephalus streperus* Vieill., Teichrohrsänger.

Erwähnt sei noch das nicht seltene Vorkommen des Ortolans, *Emberiza hortulana* L. in der Umgebung des Nottekanals.

Der Mellensee zeigt also ein ziemlich reiches Vogelleben. Es sollen allerdings nach den mir gemachten Mitteilungen des Jagdpächters vor der Versalzung des Sees Stockenten und Bläßhühner häufiger als jetzt gewesen sein. Es wäre das wohl durch den infolge der Versalzung veranlaßten Rückgang des niederen Tierlebens (Wasserinsekten, Mol-

lusken usw.) zu erklären, das den Enten und Bläßhühnern wenigstens teilweise zur Nahrung dient. Immerhin ist das Vogelleben lange nicht in dem Maße wie am Krummen See ungünstig beeinflußt worden. Auch jetzt noch können die Taucher ihre Fischnahrung, Enten und Bläßhühner, Mollusken usw. erbeuten; das gilt auch von Reiher und Rohrdommeln. Das Vorhandensein dieser Arten und der Kleinvögel ermöglicht das Vorkommen der Rohrweihe, die deren Gelege und Junge rauben kann; der schwarze Milan wird auch hier vorwiegend von absterbenden Fischen und Fröschen leben. Im ganzen ein schönes Beispiel des biologischen Zusammenhanges der gesamten Lebewelt eines Gewässers.

Von Amphibien findet sich, abgesehen von dem Vorkommen von *Molge vulgaris* L. in Tümpeln am See, reichlich im See selbst *Rana esculenta* L. Das ist immerhin interessant, denn im allgemeinen wird von Amphibien behauptet, daß sie infolge ihrer nackten Haut sehr empfindlich gegen Salzlösungen sind. Massenhaft sind an seichten Uferstellen im Sommer die Larven dieser Art anzutreffen. Es ist das also ein sicherer Fall der Fortpflanzung eines Froschlurches im Brackwasser. Es soll ja auch Froschlaich empfindlich gegen Salzlösungen sein. Hierüber ließe sich vielleicht durch das Experiment Genaueres feststellen. Es ist von verschiedenen, sowohl im Süß- wie im Brackwasser lebenden Tieren bekannt, daß die Eier der Süßwasserform weit größer und dotterreicher sind als die der Brackwasserform (z. B. bei *Palaemonetes varians*, verschiedenen Fischen). Auch hierüber könnte vielleicht im Mellensee noch manches Interessante festzustellen sein. Das gilt auch von der in meiner Arbeit nur kurz erwähnten niederen Tierwelt; Untersuchungen über die Wasserkäfer, Dipteren, Hydracarien usw. der Sperenberger Salzgewässer, über ihr Plankton (Rädertiere im Krummen See) wären sehr wünschenswert.

Um zu den Amphibien zurückzukommen, sei noch erwähnt, daß nach HESSE-DOFLEIN Frösche noch bei 0,1% Salzgehalt laichen sollen. Ich kenne jedoch aus mündlichen Berichten weitere Fälle über das Vorkommen von Amphibien im Brackwasser; so wurde *Bufo viridis* Laur. im brackigen Wasser an der Royamündung (französische Riviera) gefunden, ein mir unbekannter Froschlurch an der marokkanischen Küste in Bächen beobachtet, in die bei stärkerem Seegang Salzwasser eindringt. Ferner kommt auch *Bufo marinus* L. im Brackwasser vor. Auf die Wichtigkeit der Frösche und ihrer Larven als Nahrung für manche der obengenannten Vögel und für Raubfische sei nochmals hingewiesen.

Leider kann ich über die Fischfauna, die ebenfalls untersucht werden müßte, nur wenig mitteilen, das sich zugleich auch auf den Nottekanal bezieht. In beiden Gewässern ist *Gasterosteus aculeatus* L. gemein, Jungfische der Art besonders am seichten Ufer.

Leuciscus rutilus L., Plötze, Einmündung des Großen Wünsdorfer Fließes.

Scardinius erythrophthalmus L., Rotfeder, zahlreich im südlichen Teil des Sees beobachtet.

Alburnus lucidus Heck, Ukelei, Nottekanal und an der Mündung des Schneidegrabens.

Nach Mitteilungen von Fischern kommen ferner vor: *Tinca vulgaris* Cuv., Schleie (Mellensee); *Esox lucius* L., Hecht, *Perca fluviatilis* L., Flußbarsch, letztere beiden Arten im See und Kanal. Es sind alles Arten, die wir auch als Bewohner der Ostsee kennen.

Betrachten wir nunmehr die Fauna des einzigen Abflusses des Mellensees, der durch den Nottekanal geschieht. In ähnlicher Weise wie der Krumme See und der Schneidegraben eine ökologische Einheit bilden, ist es auch mit dem Nottekanal in seinem Verhalten zum Mellensee. Die Lebensbedingungen beider Gewässer sind in bezug auf die Wasserbeschaffenheit und den Pflanzenwuchs fast gleich; aber das Wasser des Kanals, dem zwar der Wellenschlag des Sees fehlt, fließt langsam nordwärts. Auch ist der Untergrund von einem dicken schwarzen, teilweise nach Schwefelwasserstoff riechenden Schlamm bedeckt, während der Seegrund vorwiegend sandig zu sein scheint. Der Kanal ist etwa 8 m breit, die Tiefe ist nicht erheblich, zumal der Kanal seit etwa 10 Jahren nicht mehr benutzt wird und starke Schlammablagerung den Grund auffüllt. An den Ufern wächst auch hier wie im See *Phragmites communis*, außerdem bilden Algen (*Cladophora*, *Spirogyra* usw.) quadratmetergroße, dicht verfilzte Bänke oder von Sumpfgasen emporgehobene dicke Lagen. Weiter nordwärts treten auch Phanerogamen auf, wie *Elodea canadensis*, *Potamogeton crispus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., daneben stellenweise *Chara* und *Nitella*.

Meine Exkursionen zeigten mir, daß der südliche, an den Mellensee anschließende Teil des Kanals ärmer an Tierleben ist als der nördliche. Etwa von Zossen ab dürfte der Salzgehalt schon so schwach sein, daß es sich um fast reines Süßwasser handelt. Die Fauna zeigt mit der des Mellensees, wie zu erwarten, viel Übereinstimmung, z. B. finden sich hier wie dort Stichlinge, Plötzen, Ukeleis, Wasserfrösche. Auch die Mollusken, die ich hier sammelte, stimmen zum großen Teil mit denen des Sees überein. Es handelt sich um folgende Arten:

Mollusken des Nottekanals:

Limnaea stagnalis L. Spärlich vertreten, aber auch lebend gesammelt.

Limnaea ovata Drp., lebend und tot gesammelt; häufigste *Limnaea* im Kanal, junge Exemplare auch in den dicht verfilzten Algenwatten. Auch diese Form entspricht am meisten der var. *inflata*

Kob.; aberrante Stücke mit besonders bauchiger letzter Windung finden sich darunter.

Limnaea palustris Müll., weit spärlicher als vorige Art, aber auch lebend gesammelt; auf dem Schlamm am Ufer ganz junge Exemplare.

Planorbis corneus L., nur ein totes Exemplar gesammelt; wahrscheinlich eingespült.

Planorbis planorbis L., spärlich, auch lebend gesammelt.

Planorbis vortex L., wie *Planorbis corneus*.

Planorbis nitidus Müll., ein Exemplar an dem Gehäuse einer Trichopterenlarve, wahrscheinlich auch eingespült.

Vivipara contecta Mill., nicht selten, aber nur in leeren Schalen gefunden.

Bythinia tentaculata L., neben *Limnaea ovata* und *palustris* die häufigste Art, auch lebend gesammelt. Manche Exemplare gehören zur bauchigen Varietät *ventricosa* Mke.

Neritina fluviatilis L. Auf das Vorkommen dieser Art lassen an den Schalen von *Unio* sitzende Eikapseln schließen; Schalen wurden nicht gesammelt.

Unio tumidus Retz. Die im Nottekanal vorkommende Form kann am besten biologisch als *Unio tumidus* var. *tenuis* f. *stagnalis* bezeichnet werden. Sie ist schmal und langgestreckt, kaum von der folgenden Art zu trennen. Für ihre Zugehörigkeit zu *Unio tumidus* spricht aber der noch schwach gebogene Unterrand der Schale und teilweise auch die Wirbelskulptur, wenngleich auch diese schon Anklänge an die von *Unio pictorum* L. zeigt. Es handelt sich also um eine ziemlich dünnchalige Form schlammiger, schwach bewegter Gewässer.

Unio pictorum L. Die Trennung der Stücke von denen der vorigen Art ist nicht leicht. Sie erinnern an den früher als eigene Art aufgefaßten *Unio limosus* Nilss.; als Anpassung an den Schlammgrund zeigen sie die Verlängerung des Hinterendes in einem mehr oder weniger entwickelten Schnabel, also Anklänge an den sogenannten *Unio platyrhynchus* Rossm. Auch für ihn wäre die Bezeichnung *Unio pictorum* L. var. *tenuis* f. *stagnalis* passend.

Anodonta piscinalis Nilss. Sie tritt im Kanal in einer Form auf, die in älteren Stücken — ähnlich wie die beiden vorigen Arten und aus demselben Grunde — Neigung zur Bildung eines Schnabels zeigt (sogenannte *Anodonta rostrata* Held). Dementsprechend kann auch für sie die Bezeichnung *Anodonta piscinalis* Nilss. var. *tenuis* f. *stagnalis* angewandt werden. Auch lebend gesammelt.

Sphaerium corneum L. Nur vereinzelt tot gesammelt.

Besonders die Schalen von *Vivipara contecta* und der Najaden aus dem Nottekanal sind mit dicken Krusten durch Algen grünlich gefärbten Kalkschlammes bedeckt.

Außerdem sammelte ich am Ufer in je einer leeren gebleichten Schale *Zonitoides nitida* Müll., eine häufig an Ufern vorkommende Landschnecke, die also hier leben könnte, und *Helix (Petasia) bidens* Chemn., unerwachsen. Diese Art ist eine Charakterschnecke der ostdeutschen Erlenbruchmoore; daß sie am Ufer des Kanals selbst lebt, glaube ich nicht, halte es aber für wahrscheinlich, daß sie aus der Nachbarschaft desselben oder des Mellensees, wo alluviale Moorbildungen mit Erlen usw. sind, die für sie als Wohnort in Frage kommen, in den Kanal eingespült ist.

Vergleichen wir nunmehr die Ergebnisse des Nottekanals mit denen des Mellensees (Brackwasserteil), so findet sich eine Reihe von Arten, die beiden Gewässern gemeinsam sind. Hierher gehören die am reichlichsten auftretenden Limnäen, *Limnaea ovata* und *Limnaea palustris*, ferner *Planorbis planorbis*, *Bythinia tentaculata*, *Unio tumidus*, *Anodonta piscinalis*, nach dem Befund leerer Eikapseln auch *Neritina fluviatilis*.

Sphaerium corneum L. sammelte ich im Mellensee (Südufer) und im Nottekanal nur vereinzelt und tot; daß es wie im Mellensee so auch hier leben könnte, ist denkbar und bereits früher erwähnt. Es wären schon bei diesem Vergleich beiden Gewässern acht Arten gemeinsam, ein Beweis für die sehr ähnlichen Lebensbedingungen in beiden.

Zu *Unio tumidus* Retz. kommt im Kanal noch *Unio pictorum* L. in einer durch seine Anpassung an den Schlammgrund ausgezeichneten Form hinzu. Die Art kommt auch im Süßen Mansfelder See vor, verträgt also einen Salzgehalt, der etwa dem des Mellensees entspricht.

Das Fehlen der im Mellensee vorkommenden *Valvata antiqua* Sow. und *Dreissensia polymorpha* Pall. kann hier wohl nicht im Salzgehalt, der ja dem des Mellensees gleicht, begründet sein, sondern in anderen ökologischen Faktoren. Wenn auch *Dreissensia* in Kanälen vorkommt, so zieht sie wohl im allgemeinen, ebenso wie *Valvata antiqua*, das reine und weniger schlammige Wasser von Seen und Flüssen vor.

Planorbis corneus, *vortex* und *nitidus*, jede Art nur in je einem toten Exemplar gesammelt, halte ich im Kanal für eingespült, ähnlich wie im Mellensee die vereinzelt gefundenen *Planorbis spirorbis*, *Vivipara*, *Bythinia leachi*. Als Quelle dafür kommt das noch zu besprechende Nottefließ in Betracht; hier leben diese Arten; bei Nordwind können die von Fäulnisgasen (bei dem Verwesen des Tieres entstanden) emporgehobenen Schalen nach meiner Meinung ganz gut südwärts getrieben werden und so gelegentlich im Kanal zu finden sein.

Interessant erscheint mir das Vorkommen von *Limnaea stagnalis* im Kanal. Im Mellensee nur im Süßwasserteil gefunden, konnte ich sie

hier, zwar auch nur spärlich, aber doch lebend beobachten. Sie kommt auch in den Mansfelder Seen vor, und zwar in dem Salzigen See mit etwa 0,15% Salzgehalt. Im Kanal lebt sie in erheblich stärkerem Salzwasser; an ihrem Fehlen im Mellensee kann also der Salzgehalt doch nicht allein schuld sein. Selbst wenn der Wellenschlag in ihm ihr nicht zusagend wäre — wogegen sie sich aber, wie im Bodensee und in der Müritz durch Bildung besonderer Formen zu schützen sucht —, hätte sie am seichten Ufer zwischen Schilfbeständen genügend ruhige Standorte. Vielleicht sagt ihr aber der Schlammgrund des Nottekanals mehr zu; jedenfalls vermag ich einen sicheren Grund für ihr Fehlen nicht anzugeben; es können ganz kleine, sich unserer Beobachtung noch entziehende Faktoren sein.

In eine ähnliche Schwierigkeit versetzt mich das Vorkommen von *Vivipara contecta*. Die beiden im See gesammelten Exemplare sprechen entschieden für Einspülung. Im Kanal aber ist sie in leeren Schalen durchaus nicht selten, muß hier also wohl leben. Ein Unterschied im Salzgehalt, der nach meinen Messungen in beiden Gewässern gleich ist, kann auch hier nicht die Ursache sein. Vom Großen Wünsdorfer Fließ aus, wo *Vivipara* vorkommt, steht ihr der Weg in den See offen, und doch glaube ich nach meinen Befunden behaupten zu können, daß sie im See fehlt, im Kanal aber vorkommt. Es ist möglich, daß auch für *Vivipara contecta* der Schlammgrund des Kanals — gegenüber dem Sandgrund des Sees — günstigere Lebensbedingungen schafft. Soweit mir bisher bekannt, dürfte ihr Vorkommen im Kanal das Maximum ihrer Anpassungsfähigkeit an Salzwasser sein. Denkbare wäre auch, daß eine Einwanderung vom Notteflöß aus und eine allmähliche Anpassung an den Salzgehalt des Kanals erfolgt sei. Bei der Einmündung des Fließes ist ja der Salzgehalt merkbar abgeschwächt. Ebenso hätte aber dieselbe Art vom Großen Wünsdorfer Fließ aus in den Süßwasserteil des Sees gelangen und sich dort heimisch machen können. Und doch ist dies nicht der Fall.

Ich kann mich bei der Besprechung der im Nottekanal vorkommenden Arten kurz fassen, da ich schon bei der Schilderung des Mellensees auf ihr Vorkommen in anderen Brackgewässern hingewiesen habe. Abgesehen von dem mir noch unerklärlichen Vorkommen von *Limnaea stagnalis* und *Vivipara contecta* ist das Molluskenleben, wenigstens was die hauptsächlich in Erscheinung tretenden Arten anlangt, das gleiche. Hier wie dort bilden den Hauptteil der Fauna *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Bythinia tentaculata*, *Planorbis planorbis*; reichlich erscheinen im Kanal die Najaden vorhanden zu sein; aber im allgemeinen ist auch das Molluskenleben des Kanals kein reichhaltiges und manche Stellen, z. B. der Ausfluß des Kanals aus dem See, ergaben bei wiederholten Exkursionen nichts. Das niedere Tierleben ist etwas besser entwickelt

als im Brackwasserteil des Mellensees. So sind Larven von Agrioniden und *Libellula*, *Asellus aquaticus* L., ferner Wasserkäfer nicht selten, dann Trichopterenlarven. Außerdem fand ich hier auch die Larven von *Sialis*. Da über die Anpassungsfähigkeit der genannten Tiere an Salzlösungen schon früher berichtet ist, sei hier nur noch erwähnt, daß *Sialis lutaria* in einem Salzwassergraben bei Salzkotten mit 6,002 bis 7,319 g/l lebt. Die Untersuchung einer Schlammprobe, die nach Schwefelwasserstoff roch — ich fand auch stellenweise im Kanal den Schlamm mit Lagen des Schwefelbacteriums *Beggiatoa* überzogen — ergab reichlich Diatomeen, *Euglena viridis* Ehrbg. und Mückenlarven der Gattung *Tanytus*. Sicher kommt auch *Chironomus* im Kanal vor.

Erwähnt sei noch, daß ich die halophile Pflanze *Glaux maritima* L. am Kanal noch bei der Einmündung des Nottefließes fand und an derselben Stelle zahlreich — offenbar verwildert — aber in dem vom Salzwasser getränkten Boden gut gedeihend *Apium graveolens* L. (Sellerie), der ebenfalls halophil ist.

Vertreter von Cölenteraten, auch die sonst im Brackwasser vorkommende *Cordylophora lacustris* Allm. fand ich weder im Mellensee noch im Nottekanal; *Hydra* — unter diesem Namen sei hier die neuerdings mehrfach aufgeteilte Gattung zusammengefaßt — verträgt ja Salzwasser im allgemeinen nicht, was zur Vertilgung dieses im Aquarium oft lästigen Tieres benutzt wird. Von den Mansfelder Seen wird *Hydra fusca* L. angegeben. Auch *Artemia salina* L. scheint im fraglichen Gebiet nicht vorzukommen.

Zum Schluß meiner Beobachtungen muß noch die Molluskenfauna des dem Nottekanal Süßwasser zuführenden Nottefließes erwähnt werden, das nur etwa 2 m breit und seicht ist, aber immerhin nicht unbeträchtlich zur Aussüßung des Kanals beiträgt. Im Fließ wachsen reichlich *Elodea canadensis* Rich. Mich., *Potamogeton crispus* L., *Batrachium divaricatum* Wimm., *Lemna trisulca* L. Hier sammelte ich folgende Arten: *Limnaea stagnalis* L., *Limnaea auricularia* L., *Limnaea ovata* Drp., *Limnaea palustris* Müll., *Planorbis corneus* L., *Planorbis planorbis*, *Planorbis carinatus* Müll., *Planorbis vortex* L., *Physa fontinalis* L., *Acroloxus lacustris* L., *Vivipara contecta* Mill., *Bythinia tentaculata* L., *Bythinia leachi* Shepp., *Anodonta anatina* L., *Sphaerium corneum* L.

Wie reich im Vergleich zu der Brackwasserfauna des Sees und des Kanals hier die Fauna ist, zeigt sich darin, daß ich diese 15 Arten auf nur wenigen Metern Uferlänge sammelte, und zwar ohne erhebliche Mühe und meist lebend, während z. B. im Kanal die Mollusken immer erst gesucht werden mußten.

Hervorzuheben ist von diesen Arten *Anodonta anatina* L., eine Kümmerform der *Anodonta piscinalis* Nilss. in kleinen Bächen; ferner

Physa fontinalis L., hier und im Großen Wünsdorfer Fließ gesammelt, im Brackwasser des Sperenberger Gebietes bisher nicht von mir gefunden. Mit dem ganzen Brackwassergebiet gemeinsam sind vor allem *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Planorbis planorbis*, *Bythinia tentaculata*; mit dem Kanal gemeinsam *Limnaea stagnalis* und *Vivipara contecta*, während ihm wiederum *Planorbis carinatus*, *Planorbis vortex*, *Acroloxus lacustris*, *Bythinia leachi* fehlen. Schließlich sei noch hingewiesen auf *Planorbis corneus*, den ich, außer im Großen Wünsdorfer Fließ, nur hier lebend fand und über dessen Empfindlichkeit gegen Salzwasser ich schon früher sprach; das gleiche gilt von *Limnaea auricularia*, die im Salzigen Mansfelder See bei 0,15% Salzgehalt lebend, dem stärker salzhaltigen Kanal zu fehlen scheint, wenigstens noch nicht von mir dort beobachtet wurde.

Von niederen Tieren fand ich im Nottefließ Larven von Agrioiden, *Sialis*, *Asellus aquaticus*, *Chironomus*-Larven.

Meine eigenen Untersuchungen habe ich auf den Kanal bis Zossen beschränkt. Von sonst in der Notte, womit von REINHARDT entweder der Kanal oder der gleichnamige Bach vor Umwandlung in den Kanal gemeint ist, vorkommenden Arten fand ich erwähnt: *Planorbis albus* Müll. (Notte), *Vivipara fasciata* Müll. (Dahme und Notte), *Bythinia leachi* Shepp. (Dahme und Notte), *Valvata piscinalis* Nilss. (Dahme und Notte), *Neritina fluviatilis* L. (Dahme und Notte), *Calyculina lacustris* Müll. (Notte). Diese genannten Arten dürften wohl erst weiter nordwärts vorkommen, wo die schon bei Zossen sich bemerkbar machende Aussüßung durch weitere Süßwasserzuflüsse dem Kanal völlig den Charakter eines Süßwassers gegeben hat.

Nach der Schilderung der durch meine Exkursionen gewonnenen Ergebnisse möge auf das Gutachten der Landesanstalt für Fischerei vom 20. X. 20 eingegangen werden, das vorher kaum verständlich gewesen wäre.

Die Salzgehaltmessungen sind schon im hydrographischen Teil meiner Arbeit berücksichtigt. Ich verweise aber nochmals auf Tab. VI (Tiefenwasser des Mellensees). Nach dem Gutachten würde der höhere Salzgehalt in der Tiefe (0,15%) keine große Bedeutung haben. „Indem aber die untere Schicht infolge ihres höheren spezifischen Gewichtes nicht an der Zirkulation der oberen Schicht teilnimmt, unterscheidet sie sich auch sonst in physikalischer und chemischer Hinsicht. Das zeigt sich hinsichtlich ihrer Temperatur, ihres Sauerstoffgehaltes und ihrer Alkalinität. Besonders wichtig für die fischereiliche Bedeutung des Sees ist der Sauerstoffgehalt. In der oberen Schicht des Sees ist der Sauerstoffgehalt mit rund 7,5 ccm/l für die Lebensbedingungen der Fische durchaus genügend, in der unteren Schicht aber ist die Abnahme so groß (rund $2\frac{3}{4}$ ccm/l), daß sie zwar den Fischen das Leben nicht

unmöglich macht, aber als dauernder Aufenthalt scheidet die untere Schicht für Fische aus. Bei der Untersuchung des Seebodens zeigt es sich, daß Larven von Chironomiden streckenweise fehlen oder nur spärlich vorhanden sind. Das ist bei der Wichtigkeit dieser Larven als Fischnahrung zu beachten. Auch Tiefenplankton fehlt. Ungefähr 75 ha der Seefläche (Gesamtfläche 270 ha) sind also in fischereilicher Hinsicht von stark herabgesetzter Produktivität. Das Oberflächenplankton ist arm an Arten und der Menge nach sehr gering, was allerdings nicht ohne weiteres auf den Salzgehalt zurückgeführt werden darf. Die Uferfauna zeigt im allgemeinen kein befriedigendes Bild. Die Verhältnisse dürften sich in den letzten Jahren — seit 1918 — gebessert haben, denn Mollusken, die sich damals als sehr ungünstig beeinflußt zeigten, treten zwar immer noch spärlich, aber doch an verschiedenen Stellen des Sees und in verschiedenen Altersstadien auf. Im Nottekanal ist der Befund an Mollusken reichlich. Zur Zeit der Untersuchung zeigte der nördliche Teil des Sees eine sehr starke, den Fischereibetrieb störende Wucherung von Fadenalgen. Ob sie auf Rechnung der salzhaltigen Abwässer zu setzen ist, muß dahingestellt bleiben, wenngleich dieser Verdacht hinsichtlich der daran beteiligten Alge *Vaucheria* nicht von der Hand zu weisen ist. Eine wesentliche Änderung ist seit 1918 nicht eingetreten. Die Lebensbedingungen sind für Fische und deren Nährtiere in den unteren Schichten sehr ungünstig. Bezüglich der Uferfauna ist eine leichte Besserung eingetreten. Sie kann durch günstige meteorologische Verhältnisse des einen Jahres gegenüber den anderen bedingt sein. Im allgemeinen kann der Zustand des Sees als stationär betrachtet werden.“

Zu diesem Gutachten, das vor allem in bezug auf Fische und Mollusken interessant ist, möchte ich bemerken, daß tatsächlich auch jetzt noch (1923) die Verhältnisse wesentlich gleich sind. Das Molluskenleben ist, was Arten- und Individuenzahl anlangt, spärlich zu nennen, etwas besser entwickelt im Nottekanal, wie ebenfalls im Gutachten betont wird. Jedoch möchte ich auch hier von einem „reichlichen“ Molluskenleben nicht reden. Der geringe Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers wird nach meiner Meinung auch, natürlich entsprechend dem geringeren Sauerstoffgedürfnis der Mollusken weniger stark, diese in den tieferen Schichten ungünstig beeinflussen, sicher wohl die kiemenatmenden Arten (*Bythinia*, *Valvata*, *Neritina*, *Anodonta*, *Unio*). Aber gerade diese bilden den Hauptteil der Molluskenfauna in der Bodenregion des Sees und so können wir annehmen, daß nicht nur der Salzgehalt, sondern auch der Sauerstoffmangel ein wichtiger ökologischer Faktor ist. Auf die Uferzone sind dagegen vorwiegend die lungenatmenden Arten (Limnäen und Planorben) beschränkt. Das etwas reichere Molluskenleben des Nottekanals kann vielleicht auch damit zusammenhängen, daß abgesehen von der geringeren Tiefe des Kanals die in ihm herrschende

Strömung eine Circulation des Wassers bewirkt und damit eine Salzanreicherung und Sauerstoffabnahme verhindert. Sollte hiermit das Vorkommen von *Vivipara contecta* und *Limnaea stagnalis* zusammenhängen? Es wäre vielleicht möglich, durch Experimente hierüber Näheres festzustellen.

Betrachten wir nun die Fauna der Sperenberger Salzgewässer auf ihr Verhalten zum Salzgehalt. Es werden natürlich nur solche Arten in Süß- und Salz- bzw. Brackwasser leben können, die euryhalin sind. SCHMIDT und THIENEMANN teilten bei ihrer Untersuchung der westfälischen Salzgewässer deren Fauna in drei ökologische Gruppen:

1. Halogène Tiere, d. h. solche, die gewöhnlich dem Salzwasser fehlend, in ihm als Gäste auftreten.
2. Halophile Tiere, d. h. solche, die eine Vorliebe für Salzwasser haben.
3. Halobien, d. h. solche, die für Salzwasser typisch sind.

Ob Halobien in den Sperenberger Salzgewässern zu finden sind, kann erst nach genauer Untersuchung auch der niederen Tierwelt beantwortet werden. Es ist aber anzunehmen, weshalb auf gewisse Käfer (*Ochthebius marinus*), Fliegen (*Ephydra micans*, *Ephydra riparia*, *Ephydra scholtzi*) und das Rädertier *Brachionus mülleri* zu achten wäre. Von den gefundenen Mollusken kommt keine Art in Betracht. Halophil sind die Stichlinge, hier also *Gasterosteus aculeatus*, ferner manche Insekten und Krebse. Ob solche im fraglichen Gebiet vorkommen, bedarf weiterer Forschungen. HESSE-DOFLEIN nennen unter Brackwassertieren, die also dieses bevorzugen, mit Recht *Cordylophora lacustris*; dann aber auch *Dreissensia polymorpha* und die Neritinen. Das halte ich nicht für richtig. Bei *Dreissensia* spricht dagegen, daß die Art, wie auch der Befund im Mellensee zeigt, im Brackwasser geringere Dimensionen erreicht, also Zeichen von Verkümmern aufweist. Deshalb dürften auch die eigentliche Heimat dieses Tieres nicht das Schwarze und Kaspische Meer selbst, sondern die einmündenden Ströme sein. Ich habe davon schon früher gesprochen, ebenso daß die größten Arten der Gattung *Neritina* Bewohner des Süßwassers sind, daß im Brack- bzw. Salzwasser dagegen kleine Arten auftreten oder, wie bei unserer *Neritina fluviatilis*, nur kleinere Varietäten (var. *baltica*, var. *halophila*), ebenfalls als Anzeichen einer Degeneration. Die gesamte, von mir erwähnte Tierwelt kann zur Gruppe der haloxenen Tiere gestellt werden, hierher gehören nach meiner Meinung sämtliche beobachteten Mollusken.

Noch auf einen anderen Gesichtspunkt hin kann die gefundene Fauna geprüft werden, nämlich auf ihr Verhalten zu dem Grad der Verschmutzung eines Gewässers, auf seinen Gehalt an Fäulnisstoffen. Es lassen sich bekanntlich in dieser Hinsicht vier Gruppen aufstellen.

1. Polysaprobier. Die hierher gehörenden Tiere bewohnen Wasser, das durch einen gewissen Reichtum an hochmolekularen, zersetzungs-fähigen organischen Stoffen charakterisiert ist. Typisch sind Abnahme des Gehalts an Sauerstoff, Reduktionserscheinungen, Bildung von Schwefelwasserstoff und Schwefeleisen.

2. Mesosaprobier. Die Zone der Mesosaprobier ist bezeichnet durch bereits teilweise erfolgten Abbau der Eiweißstoffe.

3. Oligosaprobier. Diese bewohnen eine Zone, in der der Abbau der organischen Stoffe sein Ende erreicht, das Wasser ist meist mit Sauerstoff gesättigt.

4. Katarobier. Bewohner ganz reinen Wassers.

Der das Tierleben hemmende Einfluß starker Fäulnisvorgänge ist begründet durch den großen Verbrauch an Sauerstoff, so daß dieser zur Atmung der Tiere nicht mehr ausreicht, auch durch direkte Giftwirkung, z. B. durch Schwefelwasserstoff. Die Mehrzahl unserer Wassermollusken ist, was vorausgeschickt sei, oligosaprob. Katarob sind z. B. die für unser Gebiet nicht in Frage kommenden Lartetien und Bythinellen. Schon bei der Besprechung der Analysen hatte ich darauf hingewiesen, daß einzelne Daten derselben auf eine mäßige Verunreinigung des Krummen Sees, auf eine etwas stärkere des Mellensees hinweisen. Es soll nun gezeigt werden, daß auch biologische Befunde diese Annahmen rechtfertigen. Man spricht ja direkt von einer biologischen Beurteilung eines Gewässers; es wäre aber falsch, auf Grund des Vorkommens einzelner Arten rein schematisch Schlüsse zu machen; auch hierbei muß der Gesamteindruck maßgebend sein. Die meisten dieser „Indikatoren“ sind niedere Tiere und Pflanzen.

Im Krummen See lassen auf mäßige Verunreinigung (etwa der Zone der Mesosaprobier entsprechend) das zahlreiche Vorkommen von Chironomidenlarven, ferner von *Stratiomys* schließen. Über *Leptomit* vgl. oben.

Im Mellensee könnten als Indikatoren aus der Gruppe der Mesobis Oligosaprobier dienen: zahlreiches Auftreten von Grünalgen (*Spirogyra*, *Cladophora*), *Chara*, *Carchesium* (an den Beinen von *Carinogrammanus* zahlreich), *Dendrocoelum lacteum*, *Nephelis*, *Asellus aquaticus*, Chironomidenlarven. Im Nottekanal finden sich im schwarzen Schlamm zahlreich Euglenen (polysaprob), Grünalgen wie im Mellensee, *Sialis*-Larven.

Limnaea ovata (Mellensee-Nottekanal) steht an der Grenze zwischen Meso- und Oligosaprobien. Da häufig starker Kochsalzgehalt ein Anzeichen für organische Wasserverunreinigung ist, wird es begreiflich, daß gerade diese Art nicht nur in mäßig verschmutztem, sondern auch kochsalzhaltigem Wasser vorkommt und in beiden ihre Widerstands-

fähigkeit zeigt. Etwa ebenso unempfindlich wie *Limnaea ovata* (etwa meso-oligosaprob) sind *Limnaea auricularia*, *Vivipara contecta* (auch auf stinkendem Schlamm, z. B. Nottekanal), *Vivipara fasciata*, *Bythinia tentaculata* (Mellensee, Nottekanal), bisweilen sogar unterhalb von Sielmündungen gefunden, *Neritina fluviatilis*, *Unio tumidus*, *Sphaerium corneum* u. a. Gerade von diesen Arten finden sich die meisten im verschmutzten Nottekanal. Als Oligosaprobier unter den Mollusken gelten *Limnaea stagnalis* (sehr spärlich im Kanal und im südlichen Mellensee), *Limnaea palustris* (letztere kann auch noch als mesosaprob gelten, wofür ihr Vorkommen im Kanal spricht), die meisten Planorben (sowohl im Mellensee wie im Nottekanal nicht reichlich vertreten), *Acroloxus lacustris*, *Physa fontinalis* (beide nicht im Brackwasser, aber im Großen Wünsdorfer und Nottefließ), *Unio pictorum* (kann auch als mesosaprob gelten, z. B. Nottekanal). Ich erwähne besonders die bisher gefundenen Molluskenarten, das Verzeichnis ist also kein vollständiges. *Dreissensia polymorpha* gilt als oligosaprob. Ihre Empfindlichkeit gegen Verunreinigung durch Fäulnisstoffe zeigten mir auch Versuche; so fehlt sie im verschmutzten Nottekanal vielleicht auch aus diesem Grunde; der Mellensee dürfte im ganzen reiner als der Kanal sein, in letzterem kommt sie auch vor.

Nachdem wir nunmehr die Molluskenfauna der Sperenberger Gewässer kennen gelernt haben, wollen wir sie mit der der Mansfelder Seen — die ja Deutschlands größtes Binnenbrackwasser bildeten — und der Molluskenfauna der Ostsee vergleichen, die, wenigstens zu einem erheblichen Teil, als ein Brackwassergebiet größten Umfanges bezeichnet werden kann. Allerdings sollen bei diesem Vergleich nur die uns hier interessierenden Süßwasser-Lungenschnecken bzw. Vorderkiemer und Süßwassermuscheln berücksichtigt werden.

Bezüglich der Mansfelder Seen ergab sich die Notwendigkeit, sie getrennt zu vergleichen, da ihr Salzgehalt sehr verschieden war. Der ursprünglich „Süße“ See wurde zum salzhaltigeren, mit 0,30% Salzgehalt; der Salzige See enthält dagegen nur 0,15%, so daß die Bezeichnungen verkehrt erscheinen. Es ist offensichtlich, daß also der Süße See dem Mellensee bzw. Nottekanal in seinem Salzgehalt mehr entspricht als der Salzige See.

Leider geht nun aber aus der ausführlichen Arbeit von GOLDFUSS über die Molluskenfauna der Mansfelder Seen (1894) nicht immer ganz klar hervor, ob die betreffende Art in beiden oder nur in einem der beiden Seen vorkommt, ferner ob manche der gefundenen Arten lebend bzw. in größerer Menge gesammelt wurden. Denn es können, wie ich beim Mellensee mehrfach zeigte, Schalen eingeschwemmt werden und so unter Umständen das faunistische Bild fälschen. Das könnte z. B. bei den vom Süßen See angegebenen kleinen Planorben der Fall sein.

Es war auch notwendig, die Zahl der für beide Seen angegebenen Arten (43) zu reduzieren; bei einer ganzen Anzahl derselben handelt es sich nach der jetzigen systematischen Kenntnis nur um Varietäten oder Standortsformen. Das gilt z. B. für die als Arten aufgezählten *Anodonta*, die sicher nur Formen unserer *Anodonta piscinalis* Nilss. sind, wenn wir nicht der von BOURGUIGNAT und SERVAIN eingeführten Methode folgen wollen, jedes etwas abweichende Exemplar mit einem neuen Artnamen zu belegen. Die deutschen Malakozoologen haben sich mit Recht größerer Kritik in der Aufstellung neuer Arten befleißigt. Auch einige andere Arten der Goldfußschen Arbeit sind ebenfalls nur Varietäten, z. B. *Valvata obtusa* Stud.; *Valvata antiqua* Sow. und *Valvata piscinalis* Müll. dürften, wie auch GEYER annimmt, nicht getrennte Arten, sondern nur Formen einer Art sein und lassen sich an manchen Orten in allen Übergängen sammeln. Die Systematik der Pisidien, einer recht schwierigen Gattung, hat GEYER neuerdings in Arbeit genommen. Ob also alle sechs vom Salzigen See angeführten Arten der heutigen Kritik standhalten könnten, erscheint fraglich; mindestens dürfte wohl *Pisidium pusillum* Gmel. als sehr zweifelhaft zu streichen sein. Auch *Limnaea lagotis* Schr. wird vielfach nicht als gute Art, sondern nur als Form der *Limnaea auricularia* aufgefaßt, z. B. von GEYER. Nach dieser Reduktion bleiben noch für beide Seen 34 Arten. Zum Vergleich stelle ich die im Sperenberger Brackwassergebiet (also im Mellensee und Nottekanal) gesammelten Arten nochmals in einer Tabelle zusammen, führe in ihr aber nur die Arten auf, von denen ich mit großer Wahrscheinlichkeit, um nicht zu sagen Sicherheit, sagen kann, daß sie im genannten Gebiet leben.

In der nachfolgenden Tabelle bedeutet in Spalte 4 M = Mellensee, N = Nottekanal, + = Vorkommen einer Art. ZACHARIAS führt in seiner Arbeit über die Fauna der Mansfelder Seen nur 20 Arten Mollusken an, wobei er sich ebenfalls auf die Sammlungen von GOLDFUSS, REINHARDT und v. MARTENS stützt. LAMPERT erwähnt auch nur 20 Arten. Ich habe meine Liste nach der Arbeit von GOLDFUSS und REINHARDT aufgestellt und komme zu einem anderen Ergebnis. In meiner Liste bezeichnet Z hinter dem Kreuzchen +, daß ZACHARIAS diese Art nennt. Wenn seine Angaben richtig sind, würde die Fauna der Sperenberger Gewässer noch mehr Übereinstimmung mit der der Mansfelder Seen zeigen und weniger arm an Arten erscheinen. Das Zahlenverhältnis wäre dann:

Süßer See 7 Arten.

Salziger See 19 Arten (mit dem fraglichen *Pisidium pusillum* Gm., von ZACHARIAS genannt).

Sperenberger Gewässer 15 bzw. 12 Arten.

I. Vergleich der Molluskenfauna der Mansfelder Seen und der Sperenberger Salzgewässer.

Art	Salziger See	Süßer See	Sperenberger See
<i>Limnaea stagnalis</i> L.	+ Z	+ Z	M +
<i>L. auricularis</i> L.	+ Z		
(u. var. <i>lagotis</i> Schr.)	+	+	
<i>L. ovata</i> Drp.	+ Z	+ Z	M +, N +
<i>L. péregra</i> Müll.	+		
<i>L. palustris</i> Müll.	+ Z	+ Z	M +, N +
<i>L. truncatula</i> Müll.	+ Z		Tümpel am Mellensee
<i>Physa fontinalis</i> Drp.	+ Z		
<i>Planorbis planorbis</i> L.	+ Z	+ Z	M +, N +
<i>P. carinatus</i> Müll.			M +, ob lebend?
<i>P. vortex</i> L.		+	
<i>P. leucostoma</i> Müll.		+	
<i>P. contortus</i> L.	+ Z		
<i>P. glaber</i> Joffr.	+ Z	+	
<i>P. complanatus</i> L.	+		
<i>P. nitidus</i> Müll.		+	
<i>P. nautilus</i> L.	+ Z	+	
<i>Ancylus fluviatilis</i> Müll.	+		
<i>Acroloxus lacustris</i> L.	+ Z	+	
<i>Vivipara coniecta</i> Mill.			N +
<i>Bythinia tentaculata</i> L.	+ Z	+	M +, N +
<i>B. leachi</i> Shepp.	+	+	
<i>Hydrobia ventrosa</i> Mont.	+ Z	+ Z	
<i>Valvata piscinalis</i> Müll.	+ Z	+	
(u. var. <i>antiqua</i> Sow.)	+ Z	+	M +
<i>V. cristata</i> Müll.	+ Z	+	
<i>Neritina fluviatilis</i> L.	+ Z	+ Z	M +, N +
<i>Unio tumidus</i> Retz.		+	M +, N +
<i>U. pictorum</i> L.		+	N +
<i>Anodonta piscinalis</i> Nilss.	+ Z	+ Z	M +, N +
<i>Sphaerium rivicola</i> Leach.	+		
<i>Sph. corneum</i> L.			N + ob lebend?
<i>Calyculina lacustris</i> Mill.	+ Z		
<i>C. ryckholti</i> Normand = <i>creplini</i> Dkr.	+		
<i>Pisidium amnicum</i> Müll.	+		
<i>P. henslowianum</i> Shepp.	+		
<i>P. pulchellum</i> Jon.	+		
<i>P. nitidum</i> Jen.	+		
<i>P. fontinale</i> C. Pf. = <i>casertanum</i> Woodward	+		
<i>Dreissensia polymorpha</i> Pall.			+

Bei diesem Vergleich ist zu beachten, daß ich aus den oben angeführten Gründen nicht unbedingt dafür eintreten kann, ob die Verteilung der Arten auf die Mansfelder Seen richtig ist; wenn ferner die Liste der Arten aus den Sperenberger Gewässern kleiner erscheint, so hängt das damit zusammen, daß ich nur gelegentlich und tot gesammelte Arten wie *Planorbis corneus*, *Planorbis spirorbis*, *Planorbis vortex*, *By-*

thinia leachi weggelassen habe. Es ergeben sich dann für den Salzigen See 31, für den Süßen See 21 Arten, für die Sperenberger Gewässer 15, bei vorsichtiger Kritik mit Weglassung von *Sphaerium corneum*, *Planorbis carinatus* und der in einem vielleicht schwach brackigen Tümpel am Mellensee gefundenen *Limnaea truncatula* 12 Arten. Auf einen genauen Vergleich der einzelnen Arten einzugehen, halte ich für überflüssig. Nur einige Punkte seien hervorgehoben. Der nur 0,15 % NaCl enthaltende Salzige See ist bedeutend artenreicher als der Süße See und die Sperenberger Gewässer, woraus man wohl schließen kann, daß schon eine Erhöhung des Salzgehaltes auf das Doppelte (0,30 %) für eine Reihe von Arten ein Faktor zu sein scheint, der ihre Lebensbedingungen ungünstig beeinflußt und ihr Fehlen zur Folge hat. Dann findet sich eine Reihe von Arten, die in allen drei Gewässern vorkommt, die also die größte Anpassungsfähigkeit an Salzlösungen hat. Ich nenne folgende Arten, wobei ich auf die individuelle Häufigkeit Rücksicht nehme: *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Planorbis planorbis*, *Bythinia tentaculata*, *Valvata antiqua*, *Neritina fluviatilis*, *Anodonta piscinalis*. Daß ich betreffs des Vorkommens der Planorben (außer *Planorbis planorbis*) etwas zweifelhaft bin, führte ich schon an. Interessant erscheint mir das Vorkommen von *Planorbis glaber* Jeffr., einer in Deutschland nur zerstreut und selten vorkommenden Art. GEYER sagt von ihr „er fordert gesundes Wasser“. So kommt oder kam er im klaren Wasser des Königssees bei Berchtesgaden vor, wo ich ihn jedoch in diesem Jahr (1923) nicht mehr finden konnte. Um so auffälliger erscheint mir also sein Vorkommen in beiden Mansfelder Seen und in einem salzhaltigen Wassertümpel bei dem Vorwerk Sulza bei Neuberun (Schlesien). Das ist übrigens auch meines Wissens das einzige Vorkommen von Brackwasser in Schlesien. Leider weiß ich nichts Näheres über den Salzgehalt dieser Stelle oder sonst dort lebende Arten. PAX sagt von *Planorbis glaber*, daß er sonst keine Vorliebe für Salzwasser zeigt. Sollte er sein Vorkommen in den Mansfelder Seen nicht kennen?

Dem *Sphaerium corneum* (Sperenberger Brackwasser) entspricht im Salzigen See *Sphaerium rivicola* Leach.

Dann seien die Arten hervorgehoben, die im Sperenberger Brackwassergebiet lebend, den Mansfelder Seen fehlen. Es sind *Vivipara contecta* (Nottekanal) und *Dreissensia polymorpha* (Mellensee). Ebenso wenig wie ich erklären kann, warum *Vivipara contecta* im Mellensee fehlt und im Nottekanal vorkommt, wüßte ich auch nicht, warum sie in den Mansfelder Seen nicht zu finden ist. Bei *Dreissensia* kann man vermuten, daß die in Thüringen überhaupt spärlich vertretene Art — GOLDFUSS nennt sie „in der Saale nicht häufig“ — nicht in die Mansfelder Seen eingewandert ist; eine Verbindung zwischen Saale und Mansfelder Seen besteht durch die Salke.

Besonders merkwürdig sind die Mansfelder Seen in malakozoologischer Beziehung durch das Vorkommen einer echten Brackwasserschnecke, der *Hydrobia ventrosa* Mont. Diese Gattung ist im wesentlichen auf das Brackwasser der Meeresküsten beschränkt, wo es in mehreren Arten und sehr zahlreich auftritt. Davon konnte ich mich bei *Hydrobia stagnalis* Baster an der Nordseeküste bei Büsum selbst überzeugen. Ich gebe auch GOLDFUSS recht, wenn er meint, daß *Hydrobia ventrosa* durch wandernde Wasservögel nach den Mansfelder Seen verschleppt ist, allerdings, wie ihr fossiles Vorkommen in interglazialen Flußkiesen bei Beukendorf (Mansfeld) zeigt, schon in vorhistorischer Zeit. Gerade diese im Schlick lebenden kleinen Arten können an den Füßen oder am Gefieder von Wasservögeln haften bleiben und transportiert werden. Aus den Schilderungen NAUMANNs wissen wir ja auch, wie reich früher das Wasservogelleben auf den Mansfelder Seen war. *Hydrobia ventrosa* kommt auch an der Nordseeküste (Borkum) und Ostsee (Breitling bei Warnemünde, Kirchsee auf Poel) vor. Ich glaube, daß diese Art auch im Mellensee, wenn sie einmal passiv dorthin gelangte, geeignete Lebensbedingungen anträfe. Von Wichtigkeit wäre eine genaue Beobachtung der Fortpflanzungsweise von *Hydrobia ventrosa*. Diese ist nämlich — ähnlich wie bei den drei bekannten Littorinen unserer Küsten — bei den Hydrobien voneinander sehr abweichend. Von *Hydrobius jenkinsi* E. A. Sm. sind z. B. noch keine Männchen bekannt; die Art ist ovo-vivipar und es scheint tatsächlich Parthenogenese vorzuliegen. Bei dieser Art könnte also unter Umständen schon ein verschlepptes Exemplar zur Gründung einer Kolonie ausreichen. Daß wir, um die Verbreitung unserer Süßwassermollusken erklären zu können, Verschleppung als nicht nur möglich, sondern in manchen beobachteten Fällen als erwiesen annehmen müssen, dürfte kaum noch zweifelhaft sein.

Ziehen wir nun zum Vergleich die Molluskenfauna der Ostsee heran, soweit sie brackisch ist. Schon GOLDFUSS hat in seiner Arbeit das getan, aber es erwies sich als notwendig, eine genauere Liste der in der Ostsee vorkommenden Arten anzulegen. GOLDFUSS führt 24 Arten an, dazu kommen nach sorgfältiger Prüfung, der inzwischen auch erweiterten Kenntnis der Literatur entsprechend, noch einige von ihm nicht genannte Arten, so daß ich hoffen kann, keine der für uns in Frage kommenden Arten unberücksichtigt gelassen zu haben. Marine Prosobranchier, Muscheln und Opisthobranchier scheiden für unsere Betrachtung aus. Dagegen sind als typische Brackwassermollusken die Hydrobien angeführt. Die Liste enthält 32 Arten. In ihr bezeichnen: +++ im Brackwasser sehr verbreitet; ++ verbreitet; + nur an zerstreuten Orten im Brackwasser.

II. Liste der im Brackwasser der Ostsee lebenden Süßwassermollusken.

Art	Bemerkungen
<i>Limnaea stagnalis</i> L.	+ +
<i>L. auricularia</i> L.	+
(u. var <i>lagotis</i> Schr.)	+
<i>L. ovata</i> Drp.	+ + +
<i>L. palustris</i> Müll.	+ +
<i>L. peregra</i> Müll.	+
<i>L. truncatula</i> Müll.	+
<i>Planorbis corneus</i> L.	+
<i>Pl. planorbis</i> L.	+
<i>Pl. carinatus</i> Müll.	+
<i>Pl. vortex</i> L.	+
<i>Pl. albus</i> Müll.	+
<i>Pl. contortus</i> L.	+ von GOLDFUSS ohne nähere Angabe genannt
<i>Pl. nitidus</i> Müll.	+
<i>Physa fontinalis</i> L.	+
<i>Vivipara contecta</i> Mill.	+
<i>V. fasciata</i> Müll.	+
<i>Bythinia tentaculata</i> L.	+ +
<i>B. leachi</i> Shepp.	+
<i>Hydrobia ventrosa</i> Mont.	+
<i>H. baltica</i> Nilss.	+ + +
<i>H. jenkinsi</i> E. A. Sm.	+
<i>H. stagnalis</i> Baster	+ fraglich, da die Artunterscheidung der Hydrobien schwierig ist.
<i>Valvata piscinalis</i> Müll.	+
(+ var <i>antiqua</i> Sow.)	+
<i>Neritina fluviatilis</i> L.	+ + +
<i>Anodonta piscinalis</i> Nilss.	+
<i>Unio tumidus</i> Retz.	+
<i>U. pictorum</i> L.	+
<i>Sphaerium corneum</i> L.	+
<i>Calyculina lacustris</i> Müll.	+
<i>Pisidium amnicum</i> Müll.	+ von GOLDFUSS ohne nähere Angabe erwähnt
<i>P. obtusale</i> C. Pf.	+
<i>Dreissensia polymorpha</i> Pall.	+ bis II

Vergleichen wir mit dieser Liste II die Liste I, so finden wir, daß im Brackwasser der Ostsee nur wenige Arten eine große Verbreitung besitzen; es sind dieselben, die auch im Brackwasser des Binnenlandes die Hauptrolle spielen, nämlich *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Limnaea stagnalis*, *Bythinia tentaculata*, *Neritina fluviatilis*, vielleicht auch noch *Dreissensia polymorpha*. Diese scheinen die anpassungsfähigsten Arten zu sein. Es ist auch zu bedenken, daß in diese Liste die Haffe mit aufgenommen sind, deren Wasser sicher nur sehr schwach brackig ist (je nach der Windrichtung verschieden). Vom Frischen Haff z. B. führt VANHÖFFEN 40 Arten Mollusken an, davon im Brackwasser aber nur *Limnaea ovata*, *Hydrobia baltica*, *Neritina fluviatilis*, *Dreissensia polymorpha*.

Es erscheint mir nun noch angebracht, das Vorkommen der einzelnen Arten genauer anzuführen, soweit ich darüber aus der Literatur oder durch selbst gesammeltes bzw. mir zugesandtes Material unterrichtet bin. Wenn möglich, ist dabei der Salzgehalt angegeben¹⁾.

Limnaea stagnalis L. Innenbucht der Schlei (Schleswig) bei Schloß Gottorp (Sch.). Der Salzgehalt der Schlei hängt von der Windrichtung ab; Wasser hier nur sehr schwach brackig; Haddebyer Noor bei Schleswig, Salzgehalt nur sehr gering; Salziger und Süßer See bei Mansfeld 0,15 bzw. 0,30%; Nottekanal etwa 0,3%; Reval etwa 0,46%; Schären bei Helsingfors bzw. Tvärminne (L.), Salzgehalt etwa 0,2—0,3; Färösund (Gotland) (M.); Palmis (Livland); Norden des Bottnischen Meerbusens etwa 0,2%; Frisches Haff (V.).

Die Art kommt also ziemlich weit verbreitet, aber vorwiegend in schwach salzigem Wasser vor. Über den Salzgehalt im Färösund habe ich keine Angabe; bei Reval sind 0,46% wahrscheinlich Tiefenwasser, in dem die Art kaum leben dürfte. Daß die Formen der freien Ostsee infolge Anpassung an den Wellenschlag das Gewinde verkürzen und den letzten Umgang erweitern, erwähnte ich schon.

Limnaea auricularia L. Haddebyer Noor (Sch.); Baltisch Port, etwa 0,3%; Mansfelder Seen (G.); Kurisches Haff bei Sarkau (J.). Das Kurische Haff kann als Süßwasser gelten. Frisches Haff (V.).

Limnaea auricularia L. var. *lagotis* Schr. Mansfelder Seen (G.) und Helsingfors.

Limnaea ovata Drp. Innenbucht der Schlei; Haddebyer Noor (Sch.); Kurisches Haff (J.); Frisches Haff (V.); Ulsnis an der Schlei (schwaches Brackwasser) (Sch.); Unterwarnow bei Rostock; Küste von Rügen 0,6—0,7%; Hiddensee (J.); Pisdul auf Ösel etwa 0,05%; Riga; Küste von Livland etwa 0,4%; Küste von Gotland, z. B. Färösund, etwa 0,6% (M.). Küste Finnlands, z. B. Tvärminne (L.) und Hangö (M.). Bottnischer Meerbusen, Mansfelder Seen (G.); Sperenberger Salzgewässer (J.); Unterelbe (D.). In vorübergehend brackigen Gräben am Holmer Noor bei Schleswig (Sch.). Die Art zeigt in der Ostsee eine ausgedehnte Verbreitung in sehr verschiedenem Salzgehalt, entsprechend ihrer schon betonten großen Anpassungsfähigkeit.

Limnaea palustris M. Schlei bei Ulsnis, Haddebyer Noor (Sch.); Helsingfors (Tvärminne) (L.); Küste Estlands, z. B. Narwa; Ostküste Gotlands; Bottnischer Meerbusen; Frisches Haff (V.); Unterelbe (D.); vorübergehend brackige Gräben am Holmer Noor bei Schleswig (Sch.); Mansfelder Seen (G.); Sperenberger Salzgewässer (J.). Ziemlich weit verbreitet im Brackwasser, aber doch weniger als vorige Art.

¹⁾ Soweit die Sammler bekannt sind, sind dieselben mit folgenden Abkürzungen vermerkt: SCHERMER (Sch.), LUTHER (L.), GOLDFUSS (G.), MATTHES (M.), VANHÖFFEN (V.), DAHL (D.), JAECKEL (J.).

Limnaea peregra Müll. Helsingfors, Finnischer Meerbusen. Nur spärlich im Brackwasser.

Limnaea truncatula Müll. Haddebyer Noor; Brackwassertümpel am Holmer Noor (Sch.); Schären bei Ingo (Finnland); Färösund (M.). Von diesem Fundort verdanke ich Material Herrn Dr. MATTHES, Breslau, gesammelt auf einer Minensuchfahrt in der nördlichen Ostsee 1922¹⁾. Darunter Exemplare mit Tier, also offenbar dort lebend (Tangzone am Strand). Der Fundort ist neu; ich konnte in der Literatur keine Erwähnung des Vorkommens dieser Art in der Ostsee bei Gotland finden.

Vielleicht schwach brackiger Tümpel am Mellensee (J.); Salziger Mansfelder See (G.).

Planorbis corneus L. Innenbucht der Schlei (Sch.); Narwa. Anscheinend nur in sehr schwach brackigem Wasser, daher auch in beiden Mansfelder Seen und den Sperenberger Gewässern fehlend.

Planorbis planorbis L. Zeitweilig brackiger Graben am Holmer Noor (Sch.). Unterwarnow; Küste Finnlands; Mansfelder Seen (G.); Sperenberger Salzwässer (J.). Von allen Planorben scheint diese Art sich am besten an Salzgehalt anpassen zu können, denn alle anderen Arten der Gattung sind in ihrem Vorkommen im Brackwasser noch beschränkter.

Planorbis carinatus Müll. Narwa; Mellensee, nur tot gesammelt (J.).

Planorbis vortex L. Scheren bei Helsingfors; Süßer Mansfelder See (G.).

Planorbis albus Müll. Norden des Bottnischen Meerbusens etwa 0,17%.

Planorbis contortus L. Von GOLDFUSS ohne Fundort erwähnt. Vorübergehend brackiger Graben am Holmer Noor (Sch.). Salziger Mansfelder See (G.).

Planorbis nitidus Müll. Zeitweilig brackiger Graben am Holmer Noor (Sch.).

Physa fontinalis L. Esbö-Lofö und Tvärminne bei Helsingfors (L.); Salziger See bei Mansfeld (G.). Anscheinend nicht in stärker salzhaltigem Wasser, im Sperenberger Gebiet fehlend.

Vivipara contecta Müll. Frederikshalm (östlicher Finnischer Meerbusen) etwa 0,2—0,3%; Golf von Riga etwa 0,55%. Nottekanal (J.). Im Brackwasser sehr verstreut vorkommend. Wahrscheinlich auch im Rigaschen Meerbusen nur nahe der Dünamündung in stärker ausgesüßtem Wasser. Kurisches Haff (J.).

Vivipara fasciata Müll. Golf von Riga vgl. vorige Art; Windauer Bucht, vermutlich an der Mündung der Windau; Kurisches Haff (J.).

¹⁾ Über die gesamte malakozoologische Ausbeute dieser Fahrt beabsichtige ich später an anderer Stelle zu berichten.

Bythinia tentaculata L. Haddebyer Noor, Schlei bei Ulsnis und Haddeby (Sch.); Unterwarnow; Libau 0,20%; Helsingfors; Norden des Bottnischen Meerbusens; Mansfelder Seen (G.); Sperenberger Salzgewässer (J.). Zeitweilig brackiger Graben am Holmer Noor (Sch.); Kurisches Haff (J.). Entsprechend ihrem Vorkommen in den Mansfelder Seen und den Sperenberger Salzgewässern auch in der Ostsee weiter verbreitet und anpassungsfähig gegen Salzgehalt.

Bythinia leachi Shepp. Haddebyer Noor (Sch.); Mansfelder Seen (G.). Zeitweilig brackiger Graben am Holmer Noor (Sch.).

Die Verbreitung der Hydrobien übergehe ich.

Valvata piscinalis Müll. bzw. *Valvata antiqua* Sow. Innenbucht der Schlei (Sch.); Unterwarnow; Haffe; nördlicher Teil des Bottnischen Meerbusens; Mansfelder Seen (G.); Mellensee (J.). Im Brackwasser also mäßig verbreitet.

Neritina fluviatilis L. Innenbucht der Schlei; Haddebyer Noor (Sch.); Unterwarnow; Kirchsee auf Poel bei Wismar; Küste Rügens; Hiddensee (J.); Neustädter See (Schleswig); Neustädter Bucht bei Schleswig 1,5%; Gotland (Färö) (M.); Küste Finnlands, z. B. Hangö (M.) und Tvärminne (L.); Küste bei Danzig etwa 0,75%; Samlandküste; Bornholm etwa 1,63%; Hapsal etwa 0,6—0,7%; Mansfelder Seen (G.); Sperenberger Salzgewässer; Frisches Haff (V.). Die Art ist also im Brackwasser weit verbreitet und kommt in sehr verschieden starkem Salzgehalt vor, bis etwa 1,6%. In Finnland merkwürdigerweise im Süßwasser ganz fehlend.

Anodonta piscinalis Nilss. Mansfelder Seen (G.); Sperenberger Salzgewässer (J.); Golf von Riga; Wiborg (Ostende des Finnischen Meerbusens) etwa 0,07—0,05%; Kurisches Haff (J.).

Unio tumidus Retz. Rigaischer Meerbusen; Haffe; Süßer Mansfelder See (G.); Sperenberger Salzgewässer (J.).

Unio pictorum L. Golf von Riga; Wiborg; Süßer Mansfelder See (G.); Nottekanal (J.).

Sphaerium corneum L. Innenbucht der Schlei (Sch.); Helsingfors; Nottekanal und Mellensee? (J.).

Calymene lacustris Müll. Orenhof (Livland); Salziger Mansfelder See (G.).

Pisidium amnicum Müll. Ohne weitere Fundortangabe von GOLDFUSS genannt.

Pisidium obtusale C. Pf. Nördlicher Teil des Bottnischen Meerbusens.

Dreissensia polymorpha Pall. Haddebyer Noor (Sch.); Haffe; Waterneverstorfer See (Schleswig); Golf von Riga; Bucht von Windau; Pernau; Mellensee (J.). Früher im Flemhuder See (Kaiser-Wilhelm-Kanal). Die Art ist also im Brackwasser mäßig weit verbreitet.

Erwähnt sei noch, daß einzelne Autoren das Vorkommen von Najaden in der Ostsee bestreiten, andere dagegen es behaupten. Ich möchte mich der letzteren Meinung anschließen, zumal sich Najaden in ebenso starkem, vielleicht noch stärkerem Salzgehalt in den Mansfelder Seen und im Sperenberger Gebiet finden.

Aus der oben gegebenen Zusammenstellung geht auch deutlich die seit langem bekannte Tatsache hervor, daß sich die Fundorte der einzelnen Arten nach Osten zu häufen, entsprechend dem geringeren Salzgehalt der östlichen Ostsee (etwa von der Linie Rügen—Bornholm—Schweden). Das Umgekehrte ist bei den marinen Prosobranchiern usw. der Fall.

Durch meine Versuche über die Anpassungsfähigkeit von Süßwassermollusken an Natriumchloridlösungen wollte ich eine gewisse Kontrolle der von mir durch Beobachtung in der Natur erzielten Ergebnisse gewinnen. Es kam mir nicht darauf an, das Maximum von Salzgehalt festzustellen, in dem unsere Wassermollusken noch leben können. Denn hierüber liegen die Versuche von BEUDANT vor. So gelang es, innerhalb von 6 Monaten Tiere der Gattungen *Limnaea*, *Physa*, *Planorbis* und *Ancylus* an eine 4%ige Salzlösung zu gewöhnen. Vorher starben dagegen die meisten Exemplare von *Vivipara contecta*, *Bythinia tentaculata*, *Neritina fluviatilis*, ebenso *Unio*, *Anodonta* und *Sphaerium*.

Mir erschien es wichtiger, mit Salzlösungen zu experimentieren, wie sie im Mellensee und Nottekanal gegeben sind, da ja dort auch Molluskenleben vertreten ist. Schon der negative Befund im Krummen See ließ mich von Versuchen mit bis etwa 1%igen Lösungen kaum etwas erwarten. Es interessierte mich auch, das Verhalten von Mollusken bei direkter Einwirkung von Salzlösungen, sowie die etwaige Entwicklung von Laich in Salzlösungen zu beobachten. Überhaupt wollte ich mich möglichst an natürliche Bedingungen anlehnen, und mit einer möglichst großen Artenzahl experimentieren. Leider zwang mich eine im Juli unternommene Reise, meine Versuche in einer ziemlich schnellen Folge zu unternehmen, da ich schon vor Antritt der Reise zu einigen Ergebnissen kommen wollte. Das hat sich ebenso wie eine zu starke Bevölkerung der Versuchsbecken als unpraktisch erwiesen. Da das Experiment selbst bei vorsichtiger Anwendung niemals ganz den Verhältnissen der Natur entsprechen wird, muß auch die Auswertung desselben mit großer Kritik stattfinden. Es wäre sicher verkehrt, nur dem Salzgehalt eine ausschlaggebende Rolle beilegen zu wollen. Das zeigt schon das Verhalten der Tiere in Kontrollgläsern ohne Salzgehalt. Feine, uns vielleicht nicht unbekannte, Faktoren können das Ergebnis wesentlich beeinflussen. Deshalb lege ich meinen Versuchen keinen zu großen Wert bei und werde nicht allzu ausführlich auf sie eingehen. Zur Technik der Versuche sei nur erwähnt, daß ich mehrere Liter fassende sogenannte

Einmachegläser benutzte, mit verschiedenen Wasserpflanzen versehen, aber ohne Bodengrund, da dieser bei dem häufigen Wasserwechsel sehr störend gewesen wäre. Als Wasser benutzte ich gewöhnliches Leitungswasser, zum Herstellen der Salzlösungen käufliches, also sicher nicht chemisch reines Steinsalz. Natürlich ist schon das Fehlen eines schlammigen Bodengrundes zum mindesten für *Vivipara contecta*, die im Schlamm nach tierischer Nahrung sucht, ein ungünstiger Faktor. Zu meinen Versuchen verwandte ich *Limnaea stagnalis*, *Limnaea auricularia*, *Limnaea palustris*, *Limnaea ovata*, *Planorbis corneus*, *Planorbis planorbis*, *Planorbis carinatus*, *Planorbis vortex*, *Planorbis nitidus*, *Aplexa hypnorum*, *Physa fontinalis* und *Physa acuta*, *Vivipara contecta*, *Bythinia tentaculata* und *Bythinia leachi*, *Neritina fluviatilis*, *Sphaerium corneum*, *Anodonta piscinalis* und *Dreissensia polymorpha*.

I. Versuchsreihe:

5. VI. bis 6. VII. 23: Glas mit 2 l Wasser NaCl-Gehalt: 0,1 % (5. VI.); 0,2 % (8. VI.); 0,3 % (14. VI.); 0,5 % (20. VI.); 0,8 % (23. VI.); 1 % (30. VI.).

Versuchstiere waren in je mehreren Exemplaren *Limnaea stagnalis*, *Limnaea ovata*, *Limnaea palustris*, *Planorbis corneus*, *Planorbis planorbis*, *Planorbis carinatus*, *Vivipara contecta*, *Bythinia tentaculata*. In 0,1 % iger Lösung beobachtete ich *Limnaea palustris* bei Copulationsversuchen; Laich wurde während der ganzen Dauer des Versuchs von keiner Art abgelegt. Die Tiere waren von etwa 0,5 % an sehr träge, fraßen nicht mehr und verhielten sich bisweilen tagelang bewegungslos, besonders *Vivipara* und *Bythinia*, die beide die Mündung mit dem Deckel fest verschlossen hielten. Merkwürdigerweise starben zuerst die Arten ab, von denen eine größere Widerstandsfähigkeit nach den natürlichen Befunden zu erwarten war, nämlich die meisten Limnäen. So lebten in 0,6 % igem Wasser noch *Planorbis corneus*, *Planorbis planorbis* — die letzten Stücke dieser Art starben in 0,8 % iger Lösung ab —, *Limnaea palustris*, *Vivipara contecta* und *Bythinia tentaculata*. *Physa fontinalis* ging in 0,3 % durch Zufall zugrunde. In 1 % iger Lösung lebten noch wenige Tage *Planorbis corneus*, *Vivipara* und *Bythinia*. Der Versuch zeigt, daß es gelingt, innerhalb kurzer Zeit (etwa 30 Tagen) Süßwasserschnecken mit nur sechs Steigerungen in Wasser von 1 % zu bringen, allerdings mit großen Verlusten, die aber nach meiner Meinung auf zu dichte Besetzung und zu schnellem Wechsel des Salzgehaltes, nicht auf diesen allein zurückzuführen sind. Vielleicht erweisen sich *Planorbis corneus*, *Vivipara* und *Bythinia* nur scheinbar als widerstandsfähiger, weil die Planorben sich sehr tief in ihre engmündige Schale zurückziehen können bzw. *Vivipara* und *Bythinia* die Schale mit ihrem Deckel fest verschließen und so dem Salzwasser eine weniger große Oberfläche

bieten als die weitmündigen Limnäen. Es sei hier betont, daß die schädliche Wirkung des Salzgehaltes auf Süßwassertiere nicht, oder wenigstens bestimmt nicht in erster Linie, eine direkte Giftwirkung ist, sondern die Diffusionserscheinungen, die den inneren Gewebedruck (Turgor) beeinflussen, sind das Wesentliche. Für sie kommt vor allem die äußere Haut, dann auch die Darmschleimhaut und die Kiemen in Betracht. Es müßte demnach durch histologische Untersuchung festgestellt werden, ob sich Unterschiede im feineren Bau dieser Organe als Ursache eines größeren oder geringeren Grades von Anpassungsfähigkeit an Salzlösungen feststellen lassen. Ebenso wäre es wünschenswert, die Anpassungsversuche auf möglichst lange Zeit, tunlichst über mehrere Generationen auszudehnen und die einzelnen Arten unter gleichen Bedingungen getrennt zu halten, um zu genauen Resultaten zu gelangen. Hinzuweisen wäre noch auf *Planorbis carinatus*; da ich diese Art am Mellensee nur tot sammeln konnte und auch ihr Vorkommen im Brackwasser sehr beschränkt ist (siehe oben), ist das Ergebnis meines Versuches nicht uninteressant. Drei Exemplare dieser Art, direkt in eine 0,2%ige Lösung gebracht, lebten weiter, auch in 0,3%iger Lösung; in ihr starb ein Exemplar, die beiden anderen erst in 0,5%. Nach diesem Versuch wäre also der Schluß nicht ganz unberechtigt, daß die Art im Mellensee leben könnte.

II. Versuchsreihe.

6. VII. bis 16. VIII. 23. Vier Gläser. Nr. 1 mit Leitungswasser, Nr. 2 mit 0,25%, Nr. 3 mit 0,5%, Nr. 4 mit 1%. Versuchstiere waren *Limnaea stagnalis*, *Limnaea palustris*, *Planorbis corneus*, *Planorbis planorbis*, *Planorbis carinatus*, *Planorbis vortex*, *Planorbis nitidus*, *Aplexa hypnorum*, *Vivipara contecta*, *Bythinia tentaculata*, *Bythinia leachi*. Infolge meiner Reise übernahm Herr cand. med. SACHS die Beobachtung mit dem Auftrage, die Tiere allmählich in Gläser mit stärkerer Kochsalzkonzentration zu bringen. Herr SACHS übergab mir nach meiner Rückkehr die Versuchsgläser und seine Notizen. Infolge der Mitte Juli in Berlin herrschenden großen Hitze und der damit verbundenen starken Temperaturerhöhung in den Gläsern (am 16. VII. 23 Wassertemperatur 29,5° C) trat Sauerstoffmangel und Verderben des Wassers durch das Absterben einzelner Tiere ein. Es fand ein Massensterben statt, das wiederum das Ergebnis des Versuchs sehr ungünstig beeinflusste. Es hatten jedoch im Becken Nr. 2 Planorben (wahrscheinlich *Planorbis corneus*) Laich abgelegt. In Kontrollgläsern mit Leitungswasser wurde bis zum Spätherbst von verschiedenen Arten Laich abgesetzt.

18. VII. 23. Wassertemperatur 26° C. Überführung der Tiere in höheren Salzgehalt, ebenso des Laiches. Wasser wird filtriert.

20. VII. 23: Gläser kühl gestellt, Temperatur 22° C. Im Becken Nr. 3 sind die noch lebenden Tiere bewegungslos, bzw. sie haben das Wasser verlassen und sitzen oberhalb desselben am Glase, was ich auch am Anfang der ersten Versuchsreihe beobachten konnte.

29. VII. 23. Laich von *Planorbis* entwickelt sich trotz der günstigen Temperatur nur sehr langsam sowohl im Becken 3 wie Becken 4.

16. VIII. 23: Gläser von mir wieder übernommen. Es leben nur noch im Becken Nr. 3 zwei *Planorbis corneus*, die aber, in Becken 4 gebracht, schon am 17. VIII. tot sind. Die Entwicklung der jungen Schnecken im Laich hat aufgehört, Ausschlüpfen erfolgte nicht. Der zweite Versuch ergibt etwa das gleiche Resultat wie der erste; die große Hitze dürfte, wie schon erwähnt, das Absterben der Tiere verschuldet haben, so daß das Ergebnis kaum zu verwerten ist. Laichablage in 0,25%, jedoch kein Ausschlüpfen in 0,5 und 1%, Entwicklung sehr verlangsamt.

Um festzustellen, wie sich Süßwassermollusken bei direkter Überführung in Wasser mit höherem Salzgehalt verhalten, stellte ich zweimal einen Versuch in der gleichen Weise an, da das Ergebnis nur eines Versuches unter Umständen zu falschen Schlüssen führen kann. Benutzt wurde in gleichgroßen Gefäßen jedesmal je eine Lösung von 0,4 und 1%. Ich wählte diese Zahlen, weil sie ungefähr dem Salzgehalt im Mellen- bzw. im Krummen See entsprechen. Ich wollte also einen Anhaltspunkt darüber haben, was geschieht, wenn Süßwassermollusken durch aktive Einwanderung oder passive Verschleppung in einen dieser Seen gelangten.

1. Versuch. 28. VIII. Becken mit 0,4 (a) und 1% (b). Versuchstiere waren in jedem Becken je eine *Limnaea ovata*, eine *Limnaea stagnalis*, ein *Planorbis corneus*, eine *Vivipara contecta*, zwei *Dreissensia polymorpha*, die Stücke möglichst in gleicher Größe. In Becken a sind die *Dreissensien* und die *Vivipara* fest geschlossen, *Limnäen* und *Planorben* kriechen nach kurzer Zeit umher. Eine *Dreissensia* war am nächsten Tage tot, die zweite am 3. IX., nachdem sie zeitweilig ihre Siphonen ausgestreckt hatte. Am 12. IX. leben noch alle Tiere außer den *Dreissensien*; die *Vivipara* hatte mehrere Tage mit geschlossener Schale bewegungslos gelegen, bis auch sie anfang zu kriechen.

In Becken b kriecht *Limnaea ovata* sehr unruhig umher, *Limnaea stagnalis* zieht sich möglichst tief in ihre Schale zurück, ebenso *Planorbis corneus*; *Vivipara* fest verschlossen, eine *Dreissensia* geschlossen, die zweite klappt. Die Bewegungen von *Limnaea ovata* hören nach etwa 1 1/2 Stunden auf, auch sie zieht sich ganz zurück; am Mittag leben die Tiere noch, sind abends tot. Die geschlossene *Dreissensia* und *Vivipara* erweisen sich bei genauer Untersuchung nach 3 Tagen ebenfalls als abgestorben.

2. Versuch. 12. IX. Bedingungen wie oben. Versuchstiere: je eine *Limnaea auricularia*, *Limnaea stagnalis*, *Limnaea palustris*, *Planorbis corneus*, *Vivipara contecta*, *Neritina fluviatilis*, *Dreissensia polymorpha*.

Am 15. IX. sind in Becken b alle Tiere, außer *Limnaea auricularia*, die an der Glaswand sitzt, tot. Im Becken a leben noch alle Tiere, Limnäen und *Planorbis* kriechen umher, zeitweilig auch *Neritina*, *Dreissensia* streckt ihr Siphonen aus, nur *Vivipara* ist geschlossen.

Falls aus diesen beiden Versuchen Folgerungen gezogen werden können, wären es die, daß bei unmittelbar erfolgreicher aktiver oder passiver Einwanderung in schwächer salzhaltiges Wasser (z. B. Mellensee) ein Weiterleben der betreffenden Tiere wohl möglich ist, vor allem bei Limnäen (drei Arten im 2. Versuch), fraglich dagegen bei *Dreissensia*. Dagegen dürfte unmittelbare Einwanderung in stark salzhaltiges Wasser (z. B. Krummer See) mit großer Wahrscheinlichkeit zu baldigem Absterben der betreffenden Arten führen. Demnach ist nicht anzunehmen, daß aus dem zeitweilig mit dem Krummen See verbundenen Neuendorfer See Mollusken in ersterem sich ansiedeln könnten; dagegen ist es wohl möglich und wahrscheinlich, daß aus den in den Mellensee einmündenden Süßwassern (z. B. Großes Wünsdorfer Fließ) bzw. bei Überschwemmung aus den dem See benachbarten Tümpeln Mollusken in den Mellensee gelangen und dort am Leben bleiben, z. B. Limnäen und Planorben.

Da, wie schon erwähnt, manche Autoren bezweifeln, daß Najaden oder Sphärien im Brackwasser der Ostsee leben, und daß *Dreissensia* im Brackwasser vorkommt, unternahm ich auch in dieser Hinsicht Versuche:

1. Versuch. Kleiner Behälter mit Sandgrund und Wasserpflanzen, drei *Sphaerium corneum*, zwei junge *Dreissensia*.

10. IX.: 0,1 %. Die Sphärien wühlen sich in Sand ein, die Dreissensien haften sich mit ihrem Byssus fest.

17. IX.: Eine *Dreissensia* tot; Salzgehalt erhöht auf 0,2 %.

26. IX.: Die Muscheln leben noch; Salzgehalt erhöht auf 0,3 %.

30. IX.: Ein *Sphaerium* tot, zwei junge Sphärien geboren.

3. X.: Salzgehalt auf 0,5 % erhöht.

12. X.: Die Sphärien sind tot. Salzgehalt auf 0,6 erhöht.

22. X.: Die zweite *Dreissensia* ebenfalls tot.

Der Versuch zeigt, daß bei Anwendung möglichst natürlicher Bedingungen Sphärien und *Dreissensia* in schwachem Brackwasser leben können. Maßgebend wäre natürlich in diesem und auch in anderen Versuchen, wie lange die Tiere aushalten und vor allem, ob sie sich fortpflanzen. Ist doch, um einen ähnlichen Fall anzuführen, bekannt, daß *Ostrea edulis* L. als erwachsenes Tier in ziemlich schwach salzhaltigem Wasser leben kann (in dem nur 1,8%igem Wasser der Kieler Bucht [Versuch von MOEBIUS], durchschnittlich verlangt sie aber etwa 3%),

daß aber ihre Schwärmlarven gegen Schwankungen bzw. Erniedrigung des Salzgehaltes sehr empfindlich sind. Es wäre demnach auch denkbar, daß Laich oder junge Tiere unserer Süßwassermollusken sich gegen Salzgehalt anders verhalten als ältere und erwachsene Tiere.

2. Versuch. *Anodonta piscinalis*. Ein Exemplar der Art aus dem Kalksee bei Rüdersdorf, das zweite aus dem Nottekanal. Beide kommen am 3. X. in ein Aquarium mit Sandgrund und Wasserpflanzen, in dem *Physa acuta*, *Planorbis nitidus*, ferner *Carinogammarus*, *Dendrocoelum lacteum* und *Polycelis nigra* leben. Außerdem kommen in dieses Becken mehrere junge Dreissensien. Salzgehalt auf 0,1% gebracht, am 12. X. auf 0,2, 22. X. auf 0,3, 10. XI. auf 0,4, 7. XII. auf 0,5. Die Anodonten leben noch am 5. III. 24, ebenso die Dreissensien. Die *Anodonta* aus dem Nottekanal (etwa 0,3—0,4%) hatte vorher mehrere Tage in einem Aquarium mit Süßwasser gelebt, also den direkten Wechsel und dann die langsame Steigerung, die, wie der Versuch zeigt, besser als zu schnelles Steigen des Salzgehaltes ertragen wird, ohne Schaden überstanden. Abgestorben sind nur einige *Physa acuta* und einige *Planorbis nitidus*. Die übrigen Tiere leben noch. Der Versuch beweist, daß *Anodonta* und *Dreissensia* in schwach salzhaltigem Wasser leben können, die Befunde in der Natur bestätigen das Experiment.

Eine dritte Versuchsreihe vom 3. IX. (0,2%) bis 26. IX. (0,5%) ergab das Absterben aller zum Versuch herangezogenen Tiere, wohl eine Folge des zu schnellen Wechsels im Salzgehalt und des Absterbens einiger Dreissensien, wodurch das Wasser verdorben wurde. In 0,4% lebten noch *Planorbis corneus*, zwei *Vivipara contecta*, eine *Bythinia tentaculata*. Da letztere Art auch in der ersten Versuchsreihe noch in 0,8%igem Wasser lebte, ist es sicher, daß sie auch im Mellensee lebend vorkommt, wenngleich ich ihre Schalen dort nur leer, aber häufig fand. Das gleiche gilt nach meinen Versuchen auch bezüglich der *Dreissensia*. Um Aufschluß zu erhalten, ob die nur spärlich und tot am Mellensee gefundene *Neritina fluviatilis* dort lebt, wofür ja auch ihr häufiges Vorkommen in anderen Brackwässern spricht, wurde sie gleichfalls zu Anpassungsversuchen benutzt.

Versuche mit *Neritina fluviatilis*:

10. IX. Eine Anzahl Exemplare aus dem alten Tiefbau in Rüdersdorf kommt in ein mit Pflanzen und Steinen versehenes Becken, Salzgehalt 0,1%.

17. IX.: 0,2%; 26. IX.: Zwei Exemplare tot; erhöht auf 0,3%. 3. X.: Wieder mehrere Exemplare tot, erhöht auf 0,5%. 12. X.: erhöht auf 0,6%. 22. X.: Die letzten Exemplare von *Neritina* sind abgestorben. Geringer Salzgehalt schadet also der Art nicht, denn auch im Süßwasserkontrollbecken gehaltene Exemplare gingen in gleichem Verhältnis ein.

In demselben Versuch gelang es, *Planorbis vortex* noch in 0,5%iger Lösung zu halten, Tod erfolgte bei 0,6%. Eine ganz junge *Limnaea stagnalis* ging im gleichen Versuch erst bei 0,75% ein. Daß für das Absterben von Süßwasserschnecken in Salzlösungen der Salzgehalt nicht allein maßgebend sein kann, zeigte ein Versuch, in dem ich eine Anzahl lebend im Mellensee bzw. Nottekanal gesammelte Exemplare von *Limnaea ovata*, *Limnaea stagnalis*, *Limnaea palustris* in ein Becken mit 0,4% Salzgehalt setzte, also etwa gleich dem ihres natürlichen Vorkommens (27. VIII.). Schon am 1. IX. waren die meisten Exemplare tot. Der Salzgehalt wird auf 0,6% erhöht, der Rest der Tiere bis auf zwei *Limnaea stagnalis*, also gerade der unter natürlichen Bedingungen weit empfindlicheren Art als *Limnaea ovata* und *Limnaea palustris*, ist am 10. IX. tot. Bei diesem Ergebnis war wohl der den Tieren in meinem Becken fehlende Schlammgrund und der zu hohe Wasserstand (vgl. Fundort im Mellensee) ein ungünstiger Faktor, wahrscheinlich auch die chemische Zusammensetzung des Wassers (See- bzw. Kanalwasser, im Versuch Leitungswasser). Der gleiche Salzgehalt kann auch in diesem Fall unmöglich ausschlaggebend gewesen sein.

Auf alle Versuche gehe ich nicht ein, da sie nichts Neues bringen. Erwähnt sei noch ein Experiment mit Wasser aus dem Mellensee, entnommen am 8. IX. 23. In ein Becken mit diesem Wasser und Pflanzen, aber ohne Bodengrund, kommen am 5. X. drei Exemplare von *Limnaea palustris* (halbwüchsig) und ein *Planorbis planorbis* aus dem Mellensee, sowie zwei *Bythinia tentaculata*, drei *Physa acuta*, zwei *Neritina fluviatilis*, zwei *Dreissensia polymorpha*. 12. X.: Alle Tiere leben noch. 22. X.: Eine *Dreissensia* tot. 10. XI.: Wieder eine *Dreissensia* tot. 2. I. 24: Beide Neritinen und eine *Physa* sowie eine *Bythinia* tot. Die übrigen Tiere leben noch.

Versuche über die Entwicklung von im Süßwasser abgelegten Schneckenlaich in Salzlösungen wiederholte ich noch mehrere Male, und zwar mit Laich von *Limnaea stagnalis*, *Physa acuta*, *Neritina fluviatilis*. So wurde an Wasserpflanzen bzw. auf einer anderen Unterlage befindlicher Laich am 12. IX. in zwei kleine Versuchsgläser mit 0,4- und 1%iger Lösung gebracht. Eine Verletzung des Laiches wurde dabei möglichst vermieden. Die Laichballen werden dunkler, doch ist eine Rotation der Embryonen nicht zu bemerken. Ausschlüpfen findet bis zum 3. X. nicht statt. Der Versuch wird am 3. X. mit einer 0,5- und 1%iger Lösung wiederholt, bis zur Beendigung desselben, etwa Mitte November, abermals kein Schlüpfen junger Tiere. Der Laich, wenigstens von *Limnaea* und *Physa*, sieht fast undurchsichtig, milchig bis gelblich aus, ist also offenbar abgestorben.

Um so mehr war ich nach diesen negativen Ergebnissen überrascht, am 3. I. 24 in einem mit 0,2%iger Lösung gefüllten Glas ganz junge,

eben geschlüpfte Tiere von *Limnaea palustris* feststellen zu können, wahrscheinlich ist der Laich mit Wasserpflanzen in das betreffende Glas gekommen. Da in den vorher angeführten Versuchen die Temperatur wärmer und für die Entwicklung weit günstiger war, ist dieser Befund bemerkenswert, da die Becken im ungeheizten, nach Norden gelegenen Zimmer stehen (Temperatur am 8. I. im Behälter $3\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$). Aus den Versuchen glaube ich entnehmen zu können, daß durch passiven Transport an Wasserpflanzen oder durch Vögel in den Krummen See gelangter Laich sich dort wohl nicht entwickeln würde. Der Fund von jungen Tieren, z. B. *Limnaea ovata* und *palustris*, im Mellensee weist darauf hin, daß hier die Fortpflanzung stattfinden muß. Es wäre vielleicht denkbar, daß der Laich von Schnecken, die bereits seit Generationen an den dortigen Salzgehalt angepaßt sind — und ganz allmählich bei der Versalzung des Sees in höheren Salzgehalt gerieten — sich anders verhält als im Süßwasser abgelegter Laich von im Süßwasser lebenden Mollusken. Auch hierüber sowie über etwaige Verschiedenheiten der Gelege (Eierzahl, Größe der Eier, Entwicklungsdauer) wären noch Versuche anzustellen. Es ist möglich, daß der Salzgehalt, falls er durch die schützende Gallerte bis zu den zarten Embryonen gelangt, diese infolge Turgoränderung abtötet oder er verändert die Gallerte so, daß sie von den jungen Tieren nicht verlassen werden kann.

Schließlich wurden noch Versuche gemacht, um eine eventuelle Schädigung durch im Wasser gelöstes Calciumsulfat festzustellen. Drei gleich große Becken mit Wasserpflanzen werden mit je 2 l Wasser gefüllt, Becken 1 mit 0,2% NaCl-Gehalt, Becken 2 mit 4 g CaSO_4 (kristallisierten Spierenberger Gips, möglichst fein zerstoßen), Becken 3 mit 0,2% NaCl und 5 g CaSO_4 , entsprechend der größeren Löslichkeit von Gips in Salzwasser. In sämtliche Becken werden verschiedene Mollusken eingesetzt. Am 3. I. leben im Becken 1 noch eine *Physa acuta* und eine *Vivipara contecta*, ferner die eben erwähnten Jungtiere; tot sind eine *Dreissensia*, zwei *Planorbis corneus*, zwei *Limnaea stagnalis*, eine *Vivipara*; in Becken 2 leben sämtliche Tiere. In Becken 3 ist nur eine *Dreissensia* tot.

Wenn auch nur ein Teil des zugesetzten Calciumsulfats infolge seiner schweren Löslichkeit im Wasser wirklich gelöst ist — die gewählten Werte 4 bzw. 5 g sind ungefähr das Maximum der Löslichkeit in 2 l Wasser —, so geht wohl aus den Versuchen hervor, daß in Lösung befindliches Calciumsulfat das Molluskenleben nicht ungünstig zu beeinflussen scheint. Hinweisen möchte ich noch auf die Versuche von BEUDANT. Die Literatur darüber stand mir erst nach Beendigung meiner Arbeit zur Verfügung. Auch bei seinen Versuchen verursachte sofortiges Versetzen von Süßwassermollusken in 4%iges Salzwasser baldigen Tod derselben, etwas länger lebten nur solche Arten, die ihre Schalen fest

schließen konnten (*Vivipara*, Najaden); vgl. 1. Versuchsreihe. Sofortiges Versetzen in eine starke Gipslösung führte in 8 Tagen zum Tode. Auch bei allmählicher Steigerung des Gehaltes an Calciumsulfat erfolgte Absterben aller Tiere, sobald das Wasser mit Gips gesättigt war. Es könnte also doch der hohe Gipsgehalt im Krummen See molluskenfeindlich wirken, wenn mein Versuch auch nicht gerade dafür spricht.

Der größere Erfolg BEUDANTS bei der allmählichen Anpassung an Salzgehalt liegt wohl in dem länger darauf verwandten Zeitraum, in der weit größeren Zahl von Versuchstieren, die auch artlich getrennt gehalten wurden und vielleicht in der Anwendung größerer Behälter.

Zusammenfassung.

1. Die Sperenberger Salzwässer sind, soweit sie höheren Salzgehalt haben (Krummer See 1,45%, Schneidegraben 1,45% bis etwa 1%), molluskenlos, soweit sie niedrigeren Salzgehalt besitzen (Mellensee und Nottekanal 0,3—0,4%), enthalten sie eine artenarme Molluskenfauna, von der einzelne Arten Merkmale einer Verkümmierung zeigen. Echte Brackwasserarten fehlen.

2. Die Brackwasserfauna der Sperenberger und der übrigen zum Vergleich herangezogenen Gewässer setzt sich vorwiegend, soweit sie aus Gastropoden besteht, aus Pulmonaten zusammen, die also mehr euryhalin zu sein scheinen als die Prosobranchier; am meisten gilt das von den Linnäen.

3. Die faunistischen Befunde und die Experimente zeigen, daß ein erheblicher Teil unserer Süßwassermollusken in brackigen Gewässern leben kann.

Zum Schluß meiner Arbeit möchte ich allen Herren, die mich bei der Abfassung derselben unterstützt haben, meinen aufrichtigen Dank aussprechen. Zunächst Herrn Professor Dr. DEGENER für die Annahme meines Themas und häufig erteilte Ratschläge, ferner Herrn Studienrat ROYER für seine Mitteilungen von Funden aus dem Märkischen Museum, Herrn Bergrat Dr. SCHMIERER für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir die Einsichtnahme in die Akten der Geologischen Landesanstalt gestattete, Herrn cand. med. SACHS für vorübergehende Pflege meiner Versuchsbecken, Herrn Dr. LUTHER, PÄSSLER, SCHERMER, STEUSLOFF und GASSERT für Überlassung von Material, Herrn HUMMEL für gelegentliche Teilnahme und Hilfe bei meinen Exkursionen, Herrn stud. phil. ROCH für Literaturangaben.

Literaturverzeichnis.

1. WIGERS, F.: Geologisches Wanderbuch für die Umgebung von Berlin. —
2. RIEMANN, C.: Die deutschen Salzlagerstätten. — 3. EMMERLING, O.: Praktikum der chemischen, biologischen und bakteriologischen Wasseruntersuchung. —
4. KLUT, H.: Die Untersuchung des Wassers an Ort und Stelle. — 5. REINHARDT, O.: Verzeichnis der Weichtiere der Provinz Brandenburg 1899. —
6. MÖBIUS, K. u. HEINCKE, FR.: Die Fische der Ostsee. — 7. THIENEMANN, A.: Die Salzwasserfauna Westfalens. In: Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. in Westfalen 1913. — 8. SCHMIDT, R.: Die Salzwasserfauna Westfalens. Jahresber. d. westfäl. Provinzialver. f. Wissenschaft u. Kunst 1913. — 9. LAUTERBORN, R.: Die Verunreinigung der Gewässer und die biologische Methode ihrer Untersuchung. — 10. WILHELM, J.: Kompendium der biologischen Beurteilung des Wassers. — 11. KOLKOWITZ u. MARSON: Biologie der tierischen Saprobien. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie. 2. 1909. — 12. Brehms Tierleben. 4. Aufl. 1 u. 3, Vögel 1 u. 2. — 13. SELIGO, A.: Tiere und Pflanzen des Seenplanctons. 14. HUSTÄDT, FR.: Süßwasserdiatomeen Deutschlands. — 15. MIGULA, W.: Die Spaltalgen. — 16. Ders.: Die Grünalgen. — 17. LAMPERT: Das Leben der Binnengewässer. 3. Aufl. — 18. ZACHARIAS, O.: Die Fauna des Süßwassers in ihren Beziehungen zu der des Meeres in „Tier- u. Pflanzenwelt des Süßwassers“. — 19. POTONIÉ, H.: Illustrierte Flora von Nord- und Mitteldeutschland. — 20. LACKOWITZ, W.: Flora von Berlin und der Provinz Brandenburg. — 21. BROHMER, P.: Fauna von Deutschland. — 22. GEYER, D.: Unsere Land- und Süßwassermollusken. — 23. MODELL, H.: Beiträge zur Najadenforschung. I—III. Arch. f. Naturgesch. Jg. 88. 1922. — 24. MERKEL, E.: Molluskenfauna von Schlesien. — 25. PAX: Die Tierwelt Schlesiens. — 26. GOLDFUSS, O.: Die Binnenmollusken Mitteldeutschlands. — 27. GEYER, D.: Die *Planorbis*-Untergattung *Gyraulus*. Jahrb. d. geol. Landesanstalt 1918. — 28. DAHL, FRIEDRICH: Untersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe. 6. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. deutscher Meere. Kiel 1893. — 29. ZACHARIAS, O.: Zur Kenntnis der Fauna des Süßen und Salzigen Sees bei Halle a. S. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1888. — 30. BRANDT, K.: Das Vordringen mariner Tiere in den Kaiser-Wilhelm-Kanal. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. 9. 1897. — 31. VANHÖFFEN, E.: Die niedere Tierwelt des Frischen Haffs. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1917. — 32. SOLLAS: On the Origin of the Freshwater Faunas. Scient. transact. of the roy. Dublin soc. 3. 1884. — 33. LEVANDER, K. M.: Übersicht über die in der Umgebung von Esbo-Löfö im Meerwasser vorkommenden Tiere. Acta societatis pr. fauna et flora Fennica Jg. 20. 1900. — 34. Ders.: Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichter Brackwasserbuchten. Ebenda. — 35. LUTHER, A.: Land- und Süßwassermollusken Revals. Ebenda. — 36. Ders.: Bidrag till Kännedonsen om Land- och Sötvattensgastropodernas Utbredning i Finland. Ebenda. — 37. REINHARDT, O.: Mitteilungen über die Molluskenfauna des Salzigen Sees und einiger anderer Punkte bei Halle a. S. Nachrichtsbl. d. dtsh. malakozool. Ges. 1871. — 38. Ders.: Nachträgliche Bemerkungen zu den Mitteilungen über die Fauna des Salzsees bei Halle a. S. Ebenda 1871. — 39. GOLDFUSS, O.: Beitrag zur Molluskenfauna der Mansfelder Seen und ihrer nächsten Umgebung. Ebenda 1894. — 40. SCHERMER, E.: Zur Molluskenfauna der Umgebung der Stadt Schleswig. Ebenda 1918. — 41. Ders.: Kommt *Dreissenia polymorpha* im Brackwasser vor? Ebenda 1919. — 42. BENTHEN-JUTTING: Biologische Betrachtungen an Mollusken. II. Arch. f. Molluskenkunde 1923. — 43. JAECKEL, S.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna von Hiddensee. Nachrichtsbl. d. dtsh. malakozool. Ges. 1922. — 44. SCHERMER, E.: Mitteilungen über Vordringen von Meerestieren im Brack- und Süßwasser. Schriften der zool.

Stat. Büsum f. Meereskunde 1920. — 45. HIRSCH, C. A.: Über die Fortpflanzung der Auster. Ebenda 1921. — 46. LEVANDER, K. M.: Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors. III. — 47. ZADDACH: Die Meeresfauna an der preußischen Küste. Schriften d. physik.-ökon. Ges. zu Königsberg, Jg. 19. 1878. — 48. NORDENSKIÖLD u. NYLANDER: Finlands Mollusker. — 49. LINDSTRÖM, G.: Om Gotlands Nutida Mollusker. — 50. KOJEVNIKOW, CR. GREGOR: Die Fauna der östlichen Ostsee. Congr. internat. de zool. Moscou 1893. — 51. BRAUN, M.: Physikal. und biologische Untersuchungen im westlichen Teil des Finnischen Meerbusens. Arch. f. Naturkunde Liv-, Esth- u. Kurlands 10. 1884. — 52. BEUDANT: Extrait d'un Mémoire lu à l'Institut le 13. V. 1816 sur le possibilité de faire vivre des Mollusques d'eau douce dans les eaux salées et des Mollusques marins dans les eaux douces. Ann. de chim. et de physique 1816. — 53. HESSE-DOFLEIN: Tierbau und Tierleben. — 54. STEUSLOFF, U.: Zwergformen aus dem Kreise der *Valvata piscinalis*. Arch. d. Verhandl. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg, Jg. 75. 1922. — 55. GEYER, D.: Unser Heimatboden und seine Weichtierwelt. Aus der Heimat 1922. — 56. MEYER, H.: Versuche über die Lebensfähigkeit der Auster in dem Wasser der Kieler Bucht. Nachrichtsbl. d. dtsh. malacozool. Ges. 1868. — 57. SEMPER, K.: Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. — 57. COLDITZ: Beitr. zur Biologie des Mansfelder Sees. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1913/14.

BIOLOGISCHE REISESTUDIEN IN SÜDAMERIKA.
II. RHINODERMA UND CALYPTOCEPHALUS¹⁾.

Von

HANS KRIEG,
Tübingen.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. August 1924.)

Rhinoderma Darwinii Dum. u. Bibr.

Über den chilenischen Nasenfrosch ist schon des öfteren geschrieben worden. Es macht Vergnügen, sich mit ihm zu beschäftigen; und was mich betrifft, so gebe ich gerne zu, daß mir die Bekanntschaft mit diesem Frosch eine ähnliche fast kindliche Freude gemacht hat wie die mit den Beutelratten, Gürteltieren und Alligatoren Südamerikas oder den Geckonen und Erzschleichen am Mittelmeer. Es war die Freude am Neuen, mit seinen ungesucht sichtbaren Problemen. Wer Sinn für Gestalt und Bewegung hat, den gelüstet es, in solchen Fällen eine Zeichnung zu machen so gut er es eben kann.

Auf meiner Reise durch Chile wurde ich von biologisch interessierten Laien oft gefragt: „Haben Sie schon eine Vogelspinne gefunden?“ Dann kam als zweite Frage: „Haben Sie schon von diesem merkwürdigen Frosch gehört, bei dem die Männchen die Eier verschlucken und später die kleinen Fröschen ausspucken?“ Und die Frager waren fast enttäuscht, wenn man schon Bescheid wußte.

Südechile ist reich an Froschlurchen. An den Seen Todos los Santos und Llanquihue kann man kaum einen morschen Stamm umwälzen, ohne zum mindesten einige Fröschen der Gattung *Paludicola* zu finden, leicht kenntlich an ihrer schwarzgelben Hüftdrüse. Den Nasenfrosch *Rhinoderma Darwinii* zu finden, ist aber doch nicht ganz so einfach. Ich habe ihn bei Osorno und Valdivia zuerst lange vergeblich gesucht, kam aber schließlich zu der Überzeugung, daß er durchaus nicht selten ist. Man muß eben nur wissen, wo man zu suchen hat: an schattigen, buschbestandenen Orten, an Bächen und Quellsümpfen; nicht an stagnierenden Tümpeln, deren Wasser die Sonne zu einer warmen Brühe macht, sondern an klaren, kühlen Rinnsalen. Dort sitzt

¹⁾ Der erste Aufsatz (Nordargentinische Beutelratten) erschien in Bd. I. Heft 4 dieser Zeitschrift.

der zierliche Frosch auf dem Lande nahe am Wasser oder liegt, lose irgendwo verankert, mit gespreizten Beinen im Wasser. Seinen Ruf, den BÜRGER mit dem eines frisch aus dem Ei geschlüpften Entchens verglichen hat, habe ich nie gehört, doch erzählte mir mein Freund STOCKMEYER in Valdivia, daß auch seine Gefangenen ihn hören lassen. RAFAEL BARROS, der Vorstand der „Estación de Piscicultura“ in Rio Blanco, ein geborener Chilene, welcher den Frosch schon seit seiner Jugend kennt, widerspricht der Vermutung BÜRGERs, daß der bei Constitución in den Stillen Ozean mündende Rio Maule die Nordgrenze seines Verbreitungsgebietes sei. BARROS hat ihn noch in der weiter nördlich liegenden Provinz Colchagua gefunden und sagt, an der Küste der Provinz Curico sei er häufig. Diese Feststellung wundert uns nicht weiter. Wahrscheinlich deckt sich das Vorkommen mit der Reichweite der niederschlagsreichen Waldzone, deren Nordgrenze wie es scheint immer mehr südwärts rückt und den südchilenischen Vegetationstypen Platz macht. Es ist bekannt, daß noch vor etwa vier Jahrhunderten die Wälder bis fast zum 28.° südlicher Breite nach Norden reichten und daß sich 1536 die Indianer vor dem Eroberer Diego de Almagro am Rio del Huasco in dichten Wäldern versteckten. Heute noch entblöst der Fluß gelegentlich verkohlte Reste von mächtigen Baumstämmen (KNOCHE). Vielleicht kann man sich so die zweifellos bestehende enge Verwandtschaft der Gattung *Rhinoderma* mit der subtropischen und tropischen Gattung *Atelopus* erklären, welche ja auch zur Familie der Engystomatiden (Engmäuler) gehört. Auch auf den östlichen Abhang der Cordillere scheint das Verbreitungsgebiet von *Rhinoderma* überzugreifen (z. B. bei Neuquen), doch ist dies nicht sicher. Die südliche Grenze reicht zweifellos über 43° südlicher Breite hinaus. Das Gebiet zieht sich also über 12 Breitengrade hin, eine Entfernung wie von München nach Christiania.

Ich selbst habe folgende Fundorte festgestellt:

1. Ufer des Rio Negro bei Fundo Esmeralda (südlich Osorno).
2. Bachmündung am Westufer des Sees Puyehue (östlich Osorno).
3. Ufer des Rio Tolten (Bachmündung) bei Carilafquen (Indianerreservat östlich Pitrufquen).

In den Bächen, welche zwischen Corral (bei Paldivia) und der Walfangstation San Carlos ins Meer fließen, soll *Rhinoderma* häufig sein. Als ich dort war, herrschte kalter Südwind, weshalb mein Suchen ohne Erfolg blieb.

In der mittelhilenischen Provinz Curicó nennen die Leute den Nasenfrosch „Sapito Vaquero“, das heißt etwa „kleine Hirtenkröte“, vermutlich wegen seines Rufes. Im Süden konnte ich besondere Namen für ihn nicht feststellen. Es ist selten, daß die „Hiesigen“ (so nennen

die Deutschen die Spanischblütigen und Mischlinge) für ein Tier einen Namen prägen, welches weder durch wirtschaftliche Bedeutung noch durch — meist eingebildete — Giftigkeit oder infolge eines Aberglaubens ihr Interesse erregt. Das tun höchstens die Indianer, denn sie haben für die Natur immerhin mehr übrig und beobachten sie besser als die Geld verdienenden Kolonisten. Man wird von so manchem für einen verrückten „sabio“ gehalten, wenn man für so etwas Interesse hat. Wobei man nicht vergessen darf, daß einem das in Europa auch vorkommt.

Ich will hier nicht wiederholen, was durch die Schilderungen von

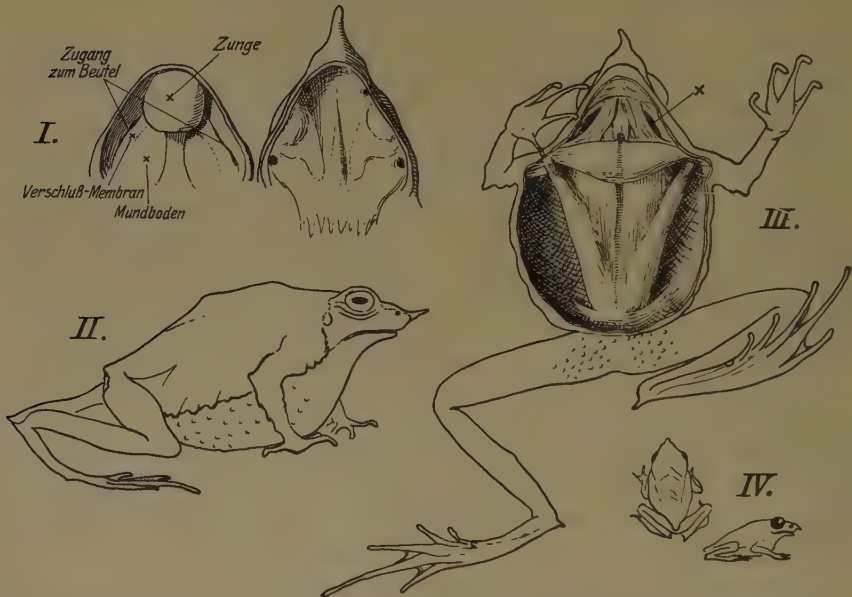


Abb. 1. I. Mundboden und Munddach eines „tragenden“ Männchens von *Rhinoderma*, $\frac{2}{3}$ nat. Gr. II. „Tragendes“ Männchen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr. III. „Tragendes“ Männchen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr. Ventrale Bauchhaut und Taschenwand durch zirkulären Schnitt entfernt (nicht etwa aufgeklappt), zur Darstellung der maximalen Ausdehnung des Beutels. Am Mundboden die in die Tasche führenden Schlitze (X). IV. Schlupfreife Fröschen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

P. KREFFT und O. BÜRGER vom Nasenfrosch bekannt geworden ist und teilweise auch in der Bearbeitung der Lurche in Brehms Tierleben durch WERNER Aufnahme gefunden hat. Doch hoffe ich, dem schon Bekannten einiges Neue hinzufügen zu können. Auch mag einiges aus der in spanischer Sprache geschriebenen Arbeit BÜRGERs hier nochmals Erwähnung finden. Diese Arbeit bezieht sich vor allem auf den Bau der Brusttasche beim Männchen; sie scheint mir in mancher Hinsicht nicht erschöpfend, und weitere Untersuchungen könnten noch manches Neue bringen.

Der von DARWIN 1834 entdeckte Frosch ist durch CLAUDIO GAY beziehungsweise GUICHENOT 1848 genau beschrieben worden, und zwar nach Darwinschem Material; doch sind von ihm die „tragenden“ Männchen für Weibchen gehalten worden: „Beim Aufschneiden eines weiblichen Tieres,“ sagt GAY, „fanden wir zu unserer Überraschung Junge aller Stadien; unter 14 waren 8 Kaulquappen und 6 metamorphosierte Exemplare, richtige Frösche, von welchen zwei sogar schon schwanzlos waren“ (übers. K.). Dieser Irrtum ist erst 1872 durch den Spanier ESFADA aufgeklärt worden. Spätere Darstellungen stammen u. a. von HOFFMANN (Bronns Klassen und Ordnungen 1873 bis 1878) und G. B. HOWES (1888) (siehe Verzeichnis am Schluß).

Betrachtet man die äußere Erscheinung eines *Rhinoderma* genauer, so bemerkt man, daß der nasenartige Fortsatz am Oberkiefer eines von zahlreichen homologen Hautgebilden ist, welche bei *Rhinoderma* überall dort auftreten, wo die Epidermis der Oberseite von Kopf, Rumpf und Extremitäten sich gegen die der Unterseite abgrenzt. Diese Abgrenzung ist beim Nasenfrosch außerordentlich deutlich und scharf und besteht im großen ganzen aus einem leicht dachartig überstehenden Rand. Dieser Rand gehört der Dorsalseite an, und auf ihn folgt ventralwärts mit dentlich anderer Oberflächenstruktur die schlaffere, weichere Haut der Unterseite. Er verläuft vom Nasenfortsatz über dem Auge entlang zur Oberregion, dann abwärts bis in die Nähe des Mundwinkels, caudalwärts zur vorderen Extremität, umsäumt diese, geht weiter der Flanke entlang, umsäumt die hintere Extremität und trifft sich mit dem Saum der anderen Seite über dem After.

Dieser Dorsoventralsaum bildet eine Prädilektionsstelle für Erhabenheiten verschiedener Art. Zu diesen gehört der eigentümliche Sporn an der Ferse, die Reihe warzenartiger Verdickungen an den Flanken und der Rauhigkeiten, welche dem Unterarm einen sägeförmigen Umriß verleihen, wenn man ihn von der Seite ansieht (siehe die Abbildung). Diese Erscheinungen beschränken sich nicht — wie es ja denkbar wäre — auf die geschlechtsreifen Männchen, sondern sind auch bei weiblichen und jungen Tieren zu finden. Die „Nase“ und der „Sporn“ sind auch bei jungen Tieren sehr deutlich, welche noch nicht einmal die Metamorphose vollendet haben. Sie sind keine Saisonbildungen oder solche, die durch zeitweilige Faltung der Haut entstünden, was besonders an den Flanken der Fall sein könnte. Sie sind irreversible derbe Organisationen aus Epidermis, Corium und subcutanem Gewebe. Ich würde es für verfehlt halten, beim Versuch ihrer genetischen Erklärung zuallererst nach ihrer funktionellen Bedeutung, nach ihrem Zweck zu fragen. Eher wäre es gerechtfertigt zu fragen, ob sie etwa unzweckmäßig oder schädlich seien. Denn es ist eher denkbar, daß sich eine bedeutungslose Eigenschaft erhält oder ausbildet, als eine schädliche.

Ich stelle die Frage: Sind irgendwelche Anhaltspunkte zu finden, welche Schlüsse auf die Ontogenie dieser Hautbildungen zulassen?

Die Haut oberhalb des genannten Saumes ist von jener unterhalb nach Funktion und Struktur verschieden. Ist sie es auch im wesentlichen entwicklungsgeschichtlich? Sicherlich nicht. Beide Regionen sind einander homolog. Aber sie könnten wachstumsmechanisch verschieden sein, etwa in der Weise, daß das interstitielle Wachstum der äußeren Bedeckungen auf Oberseite und Unterseite jeweils eine gewisse Autonomie besitzt und daß dort, wo beide Zonen aneinandergrenzen, zwei Vorgänge des Flächenwachstums gegeneinanderwirken und so eine Hochfaltung veranlassen. Auf der Suche nach vergleichbaren Bildern erinnere ich mich an die Epithelverhältnisse im Rattenmagen. Dort ergibt die mikroskopische Untersuchung eine zirkulär verlaufende, organisierte (irreversible) Hochfaltung der Schleimhaut an jener Stelle, wo die Region des geschichteten Plattenepithels mit ihrer zart verhornten Oberfläche zusammentrifft mit der sezernierenden hinteren Region, deren Epithelzellen zylindrisch und weich sind. Dabei zeigt sich, daß der Scheitel der Hochfaltung noch in das Gebiet des derberen Plattenepithels fällt, wie der Scheitel des Flankensaumes bei *Rhinoderma* in dasjenige der derberen Epidermis der Oberseite. Das ist kein Beweis für die Richtigkeit meiner mechanistischen Vermutung, denn die Ähnlichkeit der Erscheinungen könnte eine ganz zufällige sein. Aber beide sind meiner Ansicht nach konsolidierte Faltungen und als solche vergleichbar.

Beim Versuch einer wachstumsmechanischen Erklärung ist es oft von Wert, den Kreis der Betrachtung zu erweitern¹⁾.

Ist meine mechanistische Annahme richtig, dann ist nicht anzunehmen, daß sie nur für *Rhinoderma* gilt. Es ist dann viel wahrscheinlicher, daß es sich um eine allgemeinere Entwicklungsregel handelt. Deshalb gehe ich einen Schritt weiter und frage: Ist eine ähnliche Ausbildung eines Flankensaumes auch bei anderen Arten festzustellen und, wenn ja, bei welchen?

Unter den anuren Amphibien betrachte ich zuerst die mit *Rhinoderma* nahe verwandte Gattung *Atelopus* und stelle fest, daß auch bei dieser ein Saum sich ausbildet. Zwar ist er nur schwach entwickelt, aber er trägt doch auch die Andeutung einer „Nase“. Ähnlich wie bei den Engystomatiden sind die Verhältnisse bei den ihnen sonst fernstehenden Zipfelfröschen (*Ceratobatrachus*). Sie besitzen einen Nasenlappen und ihre Extremitäten tragen gezähnelte Ränder. Dazu kommt bei ihnen noch ein Hautfortsatz über jedem Auge und einer über dem

¹⁾ Siehe KRIEG: Die Prinzipien der Streifenzeichnung usw., ROUX Vortr. u. Aufs. XXX: 1922. Springer.

After, lauter Gebilde, deren Ähnlichkeit mit jenen von *Rhinoderma* immerhin zu groß ist, um als zufällige Konvergenz gedeutet werden zu können. Auch die lappigen Bildungen am Kopfe von *Pipa* gehören hierher. Ungelappte Säume findet man in verschiedener Deutlichkeit und Modifikation bei zahlreichen anderen Anuren, z. B. bei *Rana*, *Hyla*, *Callula*, *Phrynomantis*, *Chiroleptes*, partiell auch bei den Xenopodiden. Eine geradezu extreme Ausbildung erfährt der Saum bei den afrikanischen Haarfröschen (*Astylosternus*). Bei diesen trägt er lange Fransen, welche mähenartig den Rumpf von der Achselhöhle bis zum After und außerdem die caudalwärts sehende Kante des Oberschenkels umsäumen. Auch am Kopfe ist der Saum sehr stark entwickelt.

Sieht man sich unter den Urodelen um, so findet man einen vergleichbaren Saum beispielsweise bei den Cryptobranchiern, wo er allerdings mehr als weiche, gekräuselte Falte in Erscheinung tritt. Bei den Reptilien treten vielfach sehr starke Längsfalten an den Flanken auf, doch sind sie häufig bis zu einem gewissen Grade reversibel und ihre Deutlichkeit ist bei schlechtem Futterzustand größer als bei gutem. Ich möchte sie deshalb nicht ohne weiteres mit dem Flankensaum der Anuren vergleichen, obgleich das nach dem Gesichtspunkt der Wachstumsmechanik wahrscheinlich berechtigt wäre. Mit Ausnahme von *Sphenodon*, bei welchem auch der Rücken ähnliche in der Längsrichtung angeordnete Erhabenheiten trägt, kann man sagen, daß ein Flankensaum gerade bei solchen Formen besonders deutlich zu sein pflegt, welche stark dorsoventral abgeplattet sind. Führt man die Betrachtung nach diesem Gesichtspunkt weiter, so findet man solche Säume in deutlichster Ausbildung bei den Schildkröten in Gestalt der gerade bei sehr flachen Formen scharf ausgeprägten, meist knöchern organisierten Kante zwischen Rücken- und Bauchschild. Auch möchte ich auf die oft enorme Falte hinweisen, welche bei den Gürteltieren, ganz besonders bei *Chlamydomorphus*, die Flanken überdacht, und deren Oberseite und Rand vom Rückenpanzer gebildet werden, während ihre Unterseite aus weicher Bauchhaut besteht. Auch hier verhält sich die Ausbildung der Falte proportional zum Grade der Abflachung, wie ein Vergleich zwischen *Dasypus* und *Tatusia* zeigt. Man mag mir eine solche Verallgemeinerung zum Vorwurf machen, aber ich bin eben der Ansicht, daß bei mechanistischen Erklärungsversuchen die Objekte vor allem nach dem Gesichtspunkt ihrer mechanistischen Vergleichbarkeit zu gruppieren sind. Man betrachte doch einmal vergleichsweise die Verhältnisse bei den Fischen und den Amphibienlarven. Auch dort sind einheitliche, saumartig-lappige Fortsätze der Haut um so stärker entwickelt, je spitzwinkliger die Flächen aufeinandertreffen, von welchen sie gebildet werden, und sie verändern sich entsprechend dem phylogenetischen, ontogenetischen oder saisonalen Umbau des Körper-

oder Schwanzquerschnittes (Aallarven, Steinbutt, Rochen, Embryonen vieler Knochenfische usw.). Daß tatsächlich eine epitheliale Massenverschiebung gegen den gemeinsamen Rand beider beteiligter Flächen hin stattfindet, glaube ich am Schwanz von *Triton*-Larven nachgewiesen zu haben.

Der Flankensaum von *Rhinoderma* und anderen Anuren ist also nach meiner Ansicht eine echte, irreversible, entwicklungsmechanisch bedingte Falte, deren Abhänge von funktionell verschiedenartigem Epithel überkleidet sind und welche — gemeinsam mit anderen Beobachtungen (SPEMANN) — ein Ausdruck der Autonomie des Hautwachstums ist.

Die biologische Bedeutung des Flankensaumes fasse ich auf als eine sekundäre Auswertung des entwicklungsmechanisch Gegebenen auf dem Wege der Selektion und der Reaktion auf funktionelle Reize. Das richtunggebende Moment ist der Mechanismus des Wachstums.

Bei manchen Anuren mag eine scharfe Abgrenzung der Oberseite gegen die Unterseite zweckmäßig sein im Sinne eines Schutzes gegen Sicht. Bei den Laub-, Nasen- und Haarfröschen möchte ich dies als sicher annehmen. Es wird beim Anblick von oben ein flacher Körper, etwa ein Laubblatt, vorgetäuscht, welcher auf einer andersartigen Unterlage liegt. Beim europäischen Laubfrosch ist diese Wirkung durch die Färbung der Oberseite unterstützt und einem jeden bekannt. Beim Nasenfrosch und beim Haarfrosch wird sie wesentlich gehoben durch den beim ersten freistehenden, beim zweiten mundwärts umgebogenen nasalen Fortsatz, welcher den Blattstiel vortäuschen kann. Über den Haarfrosch habe ich kein sicheres Urteil, weil ich weder ihn noch sein Milieu aus eigener Anschauung kenne. Von *Rhinoderma* weiß ich aber, daß die Mimikrywirkung sehr stark ist und daß auch seine Farbe und Zeichnung dabei von großem Einfluß ist. Beide variieren in weiten Grenzen, wie mir scheint, unabhängig vom Milieu. Die Farbe der Oberseite ist meist gelbbraun bis rotbraun, seltener grün. Die Zeichnung besteht neben gelegentlich vorkommenden kleinen dunkleren Flecken aus zwei, selten drei Querbinden, deren rechte und linke Hälfte nach vorn und zur Rückenmitte hin konvergieren, also — wenn man die „Nase“ als Blattstiel auffaßt — im Sinne der Blattrippen verlaufen. Die unregelmäßigen, oft unvollständigen Querbinden von *Atelopus* verlaufen übrigens in derselben Richtung, obgleich sie schwerlich echte Mimikrywirkung haben, sondern nur die Fläche optisch auflösen. Man könnte auch hier an eine mechanistische Erklärung denken (vgl. Winkelstellung der Rumpfstreifen bei gestreiften Säugetieren, Winkelstellung der Spinalnerven).

Natürlich wirken bei *Rhinoderma*, wie beim Laubfrosch, die optischen Täuschungsmittel nur, wenn das Tier mit angezogenen Beinen dasitzt,

was es auch tatsächlich tut, wenn es sich verfolgt fühlt (es „drückt“ sich).

Außer dieser Schutzwirkung kommt dem Flankensaum beim schwimmenden Tier wohl auch eine stabilisierende Bedeutung zu, und zwar dieselbe wie der flachen Körperform an und für sich. *Rhinoderma* liebt es, in Ruhestellung flach auf dem Wasser zu liegen. Der Saum mag dann ähnlich wirken wie die Anbauten, welche man an oberlastigen Schiffen anzubringen pflegt. Er erhöht, wenn auch nur um ein geringes Maß, die Stabilität des Flosses¹⁾.

Die Vermutung, der Nasenfortsatz wirke als Tastorgan, ist wohl unrichtig. Ganz abgesehen davon, daß ich Tastkörper in ihm nicht finden konnte, ist mir auch nicht klar, welche Bedeutung ein solches Tastorgan haben sollte. *Rhinoderma* lebt von Insekten (Würmer nahmen die Gefangenen STOCKMEYERS nicht an), und wie bei anderen Fröschen wirkt die Bewegung des Beutetieres als Fangreiz. Auch bei der Auffindung der Geschlechter scheinen optische und akustische Reize den Ausschlag zu geben. Möglich ist, daß der Nasenfortsatz von einem im Wasser liegenden Frosch zur Verankerung an irgendwelchen Gegenständen dient, wie dies BARROS beschreibt. „Fast immer flottiert er“ (an einer bestimmten Stelle, wo viele tote Blätter im Wasser liegen) „in wagerechter Stellung und berührt dabei mit seinem Rüssel die Blätter“ (übers. K.). Schwellkörper enthält der Nasenfortsatz nicht; er ist in Gestalt und Größe konstant, wenn auch individuell sehr variabel.

Die Brunstzeit des Nasenfrosches ist von Ende Dezember bis etwa Mitte Februar. Im Eierstock reift nur eine geringe Anzahl von Eiern aus; in einem Weibchen fand ich 19 legereife Eier. Ob in einer Laichperiode mehrere solcher Serien abgelegt werden, weiß ich nicht. Die reifen Eier sind schon im Ovar von schwarzbrauner Farbe. Da sie sehr dotterreich sind, so sind sie ziemlich groß (über 3 mm Durchmesser). Frisch abgelegte Eier, welche mir Herr STOCKMEYER in Valdivia schenkte, hatten keine Gallerthülle, was ja in Anbetracht der Brutpflege zu erwarten war. Es ist also zu registrieren, daß auch die Eier in mehrfacher Hinsicht an diese angepaßt sind. Dies weist wiederum auf die Wahrscheinlichkeit hin, daß auch etwaige Besonderheiten an der Brut erblich-zwangsläufig bedingt sein können und nicht nur individuelle Reak-

¹⁾ Bei den Gürteltieren ist die Funktion des Randes klar. Er ist bezeichnenderweise bei den stark gewölbten Gürteltieren, welche sich zusammenrollen können (*Polypeutes*), am schwächsten entwickelt. Verfolgt man einen *Dasyus* und hat er nicht die Möglichkeit, in ein Loch zu schlüpfen oder sich einzugraben, so zieht er die Beine an und setzt die Seitenränder des Panzers auf den Boden auf, wodurch seine weiche Unterseite etwa gegen die Zähne von Füchsen und Hunden und gegen die Schnäbel von Raubvögeln einigermaßen geschützt wird.

tionen auf physiologische Besonderheiten der männlichen Bruttasche zu sein brauchen (siehe unten).

Die Eier scheinen sofort nach der Befruchtung vom Männchen mit dem Maule aufgenommen und durch einen der paarigen am Mundboden befindlichen Schlitz in die Bruttasche gepreßt zu werden. Dieser Schlitz ist von der medialen Seite her durch eine stimmbandartige Membran begrenzt und verschlossen (siehe Abbildung). Der Vorgang der Eiaufnahme durch das Männchen ist für mich das psychologisch Merkwürdigste am ganzen Geschehnis; denn er setzt voraus, daß das Männchen die doch bewegungslosen Eier irgendwie erkennt beziehungsweise, daß ihr Anblick bei ihm eine Reflexhandlung auslöst. Das Hineinpressen der Eier in die Bruttasche ist auch psychologisch rätselhaft genug. Warum werden sie nicht verschluckt? Sie müssen wohl einen spezifischen taktilen oder chemischen Reiz ausüben, welcher das Männchen veranlaßt, durch Heben des Mundbodens einen Druck auf sie auszuüben, welchem sie dann durch die erwähnten Schlitz ausweichen. Auch muß in Betracht gezogen werden, daß der ganze Brutapparat nichts anderes ist als eine dem Funktionswechsel unterworfenen Schallblase und daß er als solche zur ectogenen Zone gehört.

Was den Bau der Bruttasche betrifft, so gebührt BÜRGER das Verdienst, ihn näher untersucht und beschrieben zu haben. Vergleichende Nachuntersuchungen wären erwünscht. Hier sei nur wiederholt, daß das Epithel eine Fortsetzung des Mundhöhlenepithels ist, keine Flimmerhaare trägt und daß sich in seinen Zellen Vorstadien eines vermutlich eiweißartigen Secretes in Form von Körnchen oder Tröpfchen (Cymogengranula) nachweisen lassen. Das Secret ist als Nährstoff für die Brut zu deuten. BÜRGER hat nachgewiesen, daß die Bruttasche in leerem Zustande auf ein Minimum reduziert ist und daß ihre Ausdehnung vom Gesamtvolumen der Brut abhängig ist, welche also stets eng umschlossen bleibt. Sie verhält sich demnach analog zum Beutel weiblicher Beuteltiere.

Nach BÜRGER lagern sich die Jungtiere in der Tasche, sobald der Dottervorrat aufgebraucht ist, mit dem Rücken innig der Taschenwand an und nehmen so wahrscheinlich deren Secret unmittelbar durch Osmose auf. Die Epidermis der Jungtiere ist sehr zart. Ich kann die Feststellung BÜRGERs über die Lagerung der Jungen im allgemeinen bestätigen. Auch ich fand die Jungen meist mit dem Rücken an die Taschenwand angelegt und oft mit ihr verklebt. Doch darf dies nicht zu schematisch aufgefaßt werden, denn man findet fast in jedem Fall Ausnahmen, Junge, welche inmitten des Beutels liegen, ohne mit der Wand in Beziehung zu stehen.

Wie erfolgt die Atmung der Jungtiere? Äußere Kiemen konnte ich nie feststellen, kann aber ihr vorübergehendes Auftreten nicht ausschließen. Meine Vermutung, daß die Nasen- und Mundöffnung der

Larven durch epitheliale Verklebung verschlossen sein könnte, erwies sich als falsch. Aber doch möchte ich annehmen, daß die Atmung wie die Ernährung vorzugsweise durch die Haut erfolgt.

Die Larven machen eine vollkommene Metamorphose durch. Die Quappen sind, wenn man sie vorzeitig aus der Tasche nimmt, nicht weniger beweglich als freilebende Froschlarven. Sie bewegen sich offensichtlich auch innerhalb der Tasche. Von KREFFT wird berichtet, daß ein gefangenes Männchen 16 Junge in verschiedenen unvollkommenen Stadien von sich gegeben habe. Auch Professor JOHOW in Santiago (welchem ich Material verdanke) erzählte mir von der Beobachtung eines Verwandten, wonach aus einem gefangenen Männchen Junge im Quappenstadium zutage getreten seien. JOHOW knüpfte daran die Vermutung, daß die Beziehungen der Brut zum Vätertier wohl sehr lockere seien und daß die Larven jederzeit spontan die Bruttasche verlassen und sich frei herumtreiben können. Sein Verwandter soll beobachtet haben, daß solche isolierte Larven sich wieder durch das väterliche Maul in die Tasche flüchteten. Dieses letztere halte ich bis auf weiteres für einen Beobachtungsfehler. Im übrigen vermute ich, daß gerade bei gefangenen Tieren leicht eine vorzeitige Ausstoßung oder — wenn der Vorgang von seiten des Taschenträgers passiv ist — ein vorzeitiges Ausschlüpfen noch nicht metamorphosierter Brut erfolgen kann. Doch möchte ich dies eher auf etwa eingetretenen Sauerstoffhunger der Larven zurückführen, denn auf ein psychisches Irritiertsein des Vätertieres. Unterbrechung solcher „Tragzeiten“ kann man übrigens auch bei gefangenen weiblichen Beuteltaschen beobachten, welche durch Hunger oder psychische Störungen oft veranlaßt werden, ihre Beuteltaschen aufzufressen. Von flüchtenden Känguruhs ist bekannt, daß sie Beuteltasche preisgeben.

Es ist bemerkenswert, daß bei *Rhinoderma* vorzeitig freigewordene Jungtiere spätestens nach einigen Tagen verenden. Bei STOCKMEYER gab ein Männchen vollkommen metamorphosierte, schwanzlose Jungfrösche von sich, welche sich konserviert in meinem Besitz befinden.

Während GAY und BÜRGER in einer und derselben Bruttasche Jungtiere ganz verschiedener Entwicklungsstadien vorfanden, stellte RAFAEL BARROS fest, daß alle gleichweit entwickelt waren. Ich selbst fand stets große Unterschiede unter den Jungen einer Brut, von solchen Stadien, in welchen nur die Hinterbeine sichtbar waren und der Schwanz noch seine volle Länge hatte, bis zu fertigen, schwanzlosen Fröschen. BARROS hat nur ein einziges Männchen untersucht.

Die Verschiedenheit des Entwicklungszustandes mag, wenn sie in engen Grenzen bleibt, auf verschieden günstige Lagerung in der Tasche, also verschieden gute Ernährungs- und Atmungsbedingungen zurückzuführen sein. Doch möchte ich es außerdem für wahrscheinlich halten,

daß die Eier an verschiedenen Tagen je in kleinen Serien aufgenommen werden, die Keime also verschieden alt sind. Ob sie alle von einem Weibchen stammen, ist unklar. Aber ich halte diese Frage im Gegensatz zu BARROS für gar nicht wichtig. Dem Männchen ist es vermutlich gleichgültig, ob es mehrmals dasselbe Weibchen ist, dessen Anwesenheit seine Reflexhandlungen auslöst, oder ob es verschiedene sind. Als Zahl der Jungen in einer Bruttasche nennt BÜRGER 14, GAY ebenfalls 14; BARROS fand 9, ich selbst nie mehr als 10 Junge. Die Quappen sind anfangs schwarzbraun wie die Eier, später werden Bauch und Schwanz heller, bis gelblichweiß; die Oberseite des Rumpfes wird braun mit goldenem Schimmer. Die fertigen Fröschechen sind gefärbt und gezeichnet wie die alten Tiere.

Wenn man bedenkt, daß aus der Bruttasche isolierte Larven immerhin ein paar Tage lang lebhaft schwimmend am Leben bleiben können (siehe oben), so kommt man zu der Ansicht, daß die Anpassung an die Brutpflege keine oder noch keine sehr intensive ist. Wie gesagt ist die Metamorphose typisch und vollkommen; deshalb ist der Entwicklungsgang nicht etwa mit jenem des Antillenfrosches *Hylodes* vergleichbar, bei welchem zwar auch ein Schwanz ausgebildet wird, aber ein frei bewegliches Larvenstadium nicht vorkommt (Emanzipierung vom Wasser wie bei den Taschenfröschen *Nototrema testudineum* Espach und *oviferum* Weinl. und vergleichbar den Verhältnissen bei *Salamandra atra*). Stammesgeschichtlich kann man sich eine Brutpflege in der Schallblase hervorgegangen denken aus einer solchen in der Mundhöhle, wie sie ja bei Fischen vorkommt.

Viele Wechselwarmblüter fressen während der Fortpflanzungszeit nichts oder wenig. Man hat dies auch vom „tragenden“ *Rhinoderma*-männchen angenommen. Tatsächlich ist ja einem solchen Tiere die Nahrungsaufnahme erschwert; erstens weil es bei zunehmender Körperfülle immer schwerer beweglich wird, und zweitens weil die prall mit Brut gefüllte Tasche schließlich einen wesentlichen Druck auf die Eingeweide ausübt. Zu Anfang der Tragzeit nehmen die Männchen aber sicher Nahrung auf, wie Magenuntersuchungen ergaben. Wenn sie es später nicht mehr tun, so werden die Ursachen eher rein mechanische sein als endocrin-psychische. Sicher ist, daß hoch „tragende“ Männchen sehr mager sind (siehe Abb. 1).

Es gilt als Regel: Je geringer die Gefahren für die Brut, um so geringer deren Individuenzahl. Brutpflege bedeutet eine erhöhte Sicherheit der Entwicklung, und je differenzierter sie ist, um so weniger Junge werden produziert. Ich sage nicht „brauchen produziert zu werden“! Die Säuger, besonders die placentalen, mit ihrer weitgehenden intrauterinen Entwicklung und ihrer Milchproduktion, die Vögel mit ihrer intensiven Brutfürsorge — das sind die Extremfälle. Man sieht,

ich fasse die Retention des befruchteten Eies im Uterus als Sonderfall von Brutpflege auf.

Auch wenn man annimmt, daß die Zahl der Männchen bei *Rhinoderma* größer sei als die der Weibchen, etwa doppelt so groß, so errechnet man eine Produktion von höchstens 28—30 Jungen im Jahr durch ein Weibchen. Dem steht bei den Anuren ohne Brutpflege eine Zahl von mehreren Hunderten gegenüber.

Stammesgeschichtlich ist von Interesse, daß alle Wirbeltiere mit Brutpflege, sei sie nun eine uterine, cutane oder familiäre, mehr Eier hervorbringen als nachher zur Entwicklung kommen. Man betrachte als beliebiges Beispiel den Eierstock einer Hündin und stelle fest, daß Hunderte, Tausende von Graafschen Follikeln schon im Ovarium wieder zugrunde gehen; man bedenke, wie wenige der entwickelten Eier beim Menschen zur Befruchtung kommen; und man erinnere sich daran, daß bei *Salamandra atra* sogar Embryonen zugunsten einiger weniger, bevorzugter, wieder „eingeschmolzen“ werden. Die Reihe der Beispiele könnte man beliebig lang machen. Sicher ist jedenfalls, daß sich alle Fälle von Brutpflege aus einem einfachen Modus der Fortpflanzung ohne Brutpflege ableiten lassen, aus einem Modus, bei welchem die große Gefährdung der Brut durch eine entsprechend große Überproduktion kompensiert wurde. Die Reduktion der Anzahl der Eier oder der Jungen erfolgte dann bei der stammesgeschichtlichen Herausbildung der Brutpflege aus Gründen ihrer Unterbringung und Ernährung.

Betrachtet man die Fälle weitgehender Brutpflege bei den Anuren genauer, so kann man meist ohne Mühe die Zweckmäßigkeit gerade dieses oder jenes Modus für diese oder jene Art feststellen. Es ist etwa eine Anpassung an die Armut des Milieus an bleibenden Wasseransammlungen oder an das Fehlen von Süßwasser. Bei *Rhinoderma* werden die Eier und die Jungen der Gefahr des Abgeschwemmtwerdens entzogen, welcher sie ausgesetzt wären. Denn dieser Frosch liebt fließendes Wasser, und das Gefälle der Bäche pflegt in Chile wegen der enormen Höhendifferenzen von Ost nach West sehr groß zu sein. Dazu kommt im Süden des Landes die sehr große Niederschlagsmenge (2000 bis 3000 mm); heftige Regengüsse lassen die Gewässer rasch und reißend anschwellen. Ein Frosch geht dann an Land, eine Quappe wird mitgerissen.

Für einen, der dauernd in Chile lebt, wäre es eine hübsche Aufgabe, mit *Chinoderma* experimentell zu arbeiten. Läßt sich der Brutpflegebetrieb modifizieren oder umkehren? Lassen sich Larven freilebend aufziehen? Was geschieht mit artfremden Eiern im Brutbeutel?

Wichtigste Literatur.

DUMERIL et BIBRON: Hist. Nat. Rept. 8. 659. 1841. — BELL: TH. Reptiles in The zool. of the Voyage of H. M. S. Beagle. 1843. — CLAUDIO GAY: Historia fisica y politica de Chile Zoologia Tomo II. Paris, Santiago. 1848. — ESPADA: Anales de la soc. Esp. Hist. Nat. 1. Madrid. 1872. — SPENGLER: Die Fortpflanzung von *Rhinoderma Darwinii*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. 1872. — PHILIPPI: Suplemento à los Batraquios chilenos descritos en la Hist. Fis. Pol. de Chile, de don Claudio Gay. 28. 1902. — BÜRGER, O.: La Neomelia de la *Rhinoderma Darwinii* D. y B. Annales Univ. Santiago. 1908. — BARROS, RAFAEL: Notes sobre el sapito vaquero. Revista Chilena de Hist. Nat. 1918.

Santiago de Chile, Mai 1924.

Calyptocephalus Gayi Dum u. Bibr.

Ein Frosch von 20 cm Länge und mehr. Die Deutschchilenen nennen ihn Ochsenfrosch. Sie haben eine vage Erinnerung, daß Ochsenfrösche große Frösche sind. Also sind alle großen Frösche Ochsenfrösche. Die Chilenen nennen den *Calyptocephalus* einfach „Rana“. Wie er bei den Indianern heißt, konnte ich nicht feststellen.

Dieser Frosch ist in Südchile und Mittelchile sehr bekannt. Er macht nicht nur von sich reden, weil er so groß ist, sondern auch weil er gegessen wird. In jenen Gasthäusern von Santiago und Valparaiso, wo Seeigel, Manteltiere, Schnecken und Tintenfische von der nahen Küste, Langusten von der Insel Juan Fernández und Austern aus Puerto Montt verkauft und aufgetischt werden, fehlen selten die „Ranas“ auf der Speisekarte. Die Frösche werden abgehäutet, ausgenommen und samt dem Kopf paniert gebraten, wie in Nordamerika die *Rana catesbyana* und in Italien und Südfrankreich gelegentlich *Rana temporaria* und *esculenta*. Ein *Calyptocephalus* gibt ein ganz nettes Gericht. Sein Geschmack erinnerte mich an den von zartem Hühnerfleisch, doch ist es entschieden derber und faseriger als das Fleisch der europäischen Frösche.

Calyptocephalus Gayi Dum. u. Bibr. gehört zur Familie der Cystignaten, welche fast ausschließlich in Australien und Südamerika zu Hause sind.

Ich selbst habe diesen Frosch und seine Larven nur in einem Stauweiher nicht weit von Valparaiso beobachtet und gefangen. Bei Limache (bei Valparaiso) soll er häufig sein; aber er wird dort von berufsmäßigen Fängern immer mehr dezimiert. Ich habe ihn dort vergeblich gesucht, weil das Wetter kühl war und die Tiere sich dann in Erdlöcher zurückziehen scheinen. Die Nordgrenze seines Verbreitungsgebietes kann ich nicht angeben, südwärts reicht es aber sicherlich bis Südpatagonien. Man findet ihn nur in ausgedehnten Sümpfen sowie in und an größeren Weihern und Wasserläufen.

Sein Benehmen ist dem unseres Teichfrosches sehr ähnlich, nur ist

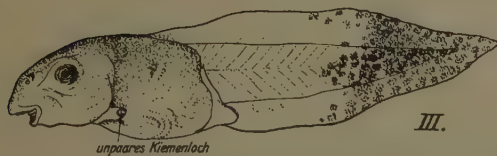


Abb. 2. I. u. II. Männchen von *Calyptocephalus* etwa $\frac{2}{3}$ nat. Gr. III. Junge Larve von *Calyptocephalus*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

er noch mehr als dieser dem Wasserleben angepaßt. Ich fand ihn an klaren Herbsttagen im warmen, flachen Uferwasser sitzen oder höchstens einige Meter vom Ufer entfernt an sonnigen Stellen. Stets flüchtete er sich ins Wasser, bald schreitend, bald in hastigen kleinen Sätzen. Seine Sprünge sind plump und schwerfällig, obgleich seine Hinterbeine sehr muskelkräftig sind. Aber er ist ein guter Schwimmer. Dabei kommt ihm die zwar breite aber sehr flache Gestalt seines Kopfes zustatten. Das Maul ist auffallend weit gespalten, sehr geeignet zur Anstandsjagd auf Fische, seine Hauptnahrung. Er scheint sich gern lauernd auf dem Grunde des Wassers aufzuhalten. Die Angabe (WERNER), daß seine Pupillen horizontal stehen, ist unrichtig. Ich finde sie bei meinen Gefangenen senkrecht und kommaförmig.

Die ganze Gestalt des großköpfigen Tieres ist plump. Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel sehen wie gedunsen aus, sozusagen wurstförmig. Die Augen stehen periskopartig auf dem flachen Oberkopf, sie sind dabei seitwärts gerichtet. Auch die Nasenlöcher stehen auf kleinen Erhebungen. Ähnliche Verhältnisse findet man ja bei vielen Anuren, aber z. B. auch bei den Krokodilen und Nilpferden als Anpassung an das Wasserleben. Die Deckknochen des Schädels sind panzerartig entwickelt, die Augenhöhlen knöchern umfaßt. Auf diesem Knochen liegt, eng und unverschieblich mit ihnen verbunden, die Kopfhaut. So wirkt der ganze Kopf als derber Keil, als „Perforatorium“. Im Genick setzt sich die weiche, von Lymphsäcken unterlagerte Rückenhaut scharf gegen die Haut der oberen Kopfreion ab. Sie trägt meist deutliche, in der Längsrichtung orientierte Drüsenpakete, deren Ausbildungsgrad sehr variabel ist. Eine besondere „Parotis“ fehlt. Das Secret dieser Drüsen hat denselben faden Geruch wie das der Hautdrüsen von *Bufo* und *Salamandra* und reizt (bei mir) in ähnlicher Weise die Schleimhäute.

Auch die Farbe und Zeichnung variiert stark. Hauptfarbe der Oberseite ist stets ein Grün verschiedener Stärke und Qualität. Ein großes weibliches Tier, das ich seit drei Monaten in Gefangenschaft halte, sieht fast aus, wie von einer ziemlich gleichmäßigen Grünspannschicht überzogen. Oft trägt die Oberseite unregelmäßige kleine Flecke von brauner bis gelber Farbe. Die Unterseite von Kopf und Rumpf, sowie die Innenseite der Extremitäten sind arm an dunklem Pigment, oft nahezu weiß, grauweiß oder weißlich-fleischfarbig.

Der ganze Ober- und Zwischenkiefertrand trägt kräftige Zähne. Auch auf dem Vomer stehen Zähne, meist allerdings nur zwei auf jeder Seite. Der Unterkiefer ist zahnlos. Die Zunge ist vorn festgewachsen, ausklappbar. Ihr Klebeseecret ist so wirksam, daß es mich beim Präparieren störte. Berührte ich die Zunge mit dem Finger, so konnte ich den ganzen abgetrennten Kopf daran hochziehen und frei pendeln lassen.

Die Begattungs- und Laichzeit dürfte in Mittelchile Ende September und im Oktober sein, im Süden etwas später. Die Männchen sollen dabei laute Töne von sich geben. Auch außerhalb der Brunstzeit sollen Feinde, etwa Hunde, welchen die Frösche begegnen, wenn sie etwa nach Austrocknung ihres Standgewässers über Land wandern, durch ein eigentümliches Bellen erschreckt werden, wobei die Frösche sich in charakteristischer Weise durch Hochstelzen der Beine „groß machen“. So erzählte mir ein emeritierter deutscher Lehrer, der in Limache eine Pension für Sommergäste und eine Wirtschaft betreibt. Dieser hält in einem Bassin seines Gartens einen *Calyptocephalus*, welcher dieses Bassin nie verläßt, obgleich er dies gut könnte. Vielleicht veranlaßt ihn erst die nächste Brunstzeit zur Auswanderung.

Calyptocephalus ist kaum weniger zählebig als unsere vielgeplagten deutschen Laboratoriumsfrösche. In den Delikateßgeschäften hält er sich monatelang ohne Nahrung in irgendeinem Wasserbottich. Meine Gefangenen brachte ich ohne Verluste in einem Kistchen mit Luftlöchern über die Kordillere. Ihre Haut hielt ich mit nassen Lappen feucht, die ich möglichst oft in kaltes Wasser tauchte.

Die Quappen des *Calyptocephalus* fallen durch ihre enorme Größe auf. Ich habe im Monat Mai, also im südamerikanischen Herbst, bei Valparaiso zahlreiche Larven beobachtet, welche in der Entwicklung sehr verschieden weit waren. Die jüngste von mir gefangene Larve bilde ich in Abb. 2 ab. Diese Quappen lagen im seichten Uferwasser eines etwa 200 m langen und 80 m breiten vegetationsarmen Weihers, der in der Mitte eine ziemliche Tiefe hatte. Sie lagen meist einzeln, manchmal zu zweien und dreien beieinander und bevorzugten Stellen, auf welchen die Sonne lag. Daß sie gelegentlich zu kleinen Gruppen vereinigt zu sein scheinen, führe ich bei solchen älteren Larven darauf zurück, daß die Günstigkeit des Ortes ihrer mehrere angelockt hat, wie dies auch bei den Alligatoren außerhalb der Brunstzeit oft zu beobachten ist. Wenn mein Schatten auf die Stelle des Wassers fiel, wo sie saßen, oder wenn derbe Schritte den Uferboden erschütterten, so suchten sie rasch tieferes Wasser auf.

An den von mir gefangenen Larven und jenen des „Instituto paedagogico“ in Santiago, welche mir Herr Professor JOHOW zur Messung überließ, stellte ich folgende Proportionen fest:

1. Jüngste Larve, noch ohne Beine, Kopf + Rumpf 5,5 cm, Schwanz 7,8 cm.
2. Larve mit 1 cm langen Hinterbeinen, Kopf + Rumpf 5,5 cm, Schwanz 7 cm.
3. Larve mit 2,5 cm langen Hinterbeinen, Kopf + Rumpf 5,8 cm, Schwanz 7,8 cm.

4. Larve mit 6 cm langen Hinterbeinen, linkes Vorderbein durchgebrochen, Kopf + Rumpf 5,8 cm, Schwanz 8 cm.

5. Larve mit vier Beinen, Kopf + Rumpf 5,5 cm, Schwanz 5,5 cm.

Daraus folgt außer der Variabilität der Proportionen auch mit einiger Wahrscheinlichkeit, daß die größte Gesamtlänge (13,8 cm) erreicht wird um die Zeit, da die Vorderbeine durchbrechen. Das ist bei *Rana esculenta* meines Wissens gerade so. Es fällt auf, daß die noch ganz beinlose Larve 1 größer ist als Larve 2. Die Differenz betrifft nur den Schwanz, woraus man folgern könnte, daß während des ersten Wachstums der hinteren Extremitäten vorübergehend eine resorptive Schwanzverkürzung eintritt. Aber ich bin derartigen Messungen gegenüber sehr skeptisch, denn abgesehen von Fehlerquellen beim Messen selbst muß man doch immer damit rechnen, daß das Wachstum des larvalen Ruderschwanzes je nach den Bedingungen des Stoffwechsels in weiten Grenzen schwanken kann. Im übrigen glaube ich, daß manche Larven, welche ich bei Valparaiso gesehen habe, erheblich länger waren als die von mir gemessenen.

Wenn man als größte Larvenlänge 15 oder 16 cm annimmt und diese vergleicht mit der Länge wohlentwickelter erwachsener Tiere von etwa 20 cm, so bekommt man ein Verhältnis wie etwa 3 : 4, wobei zu bedenken ist, daß bei der Larve der Schwanz mit eingerechnet ist. Die maximale Gesamtlänge der Larven von *Rana esculenta* ist etwa 6,5 cm, die Norm bei alten Tieren etwa 9—10 cm. Dies ergibt ein sehr ähnliches Verhältnis. Darum kann man die großen *Calyptocephalus*-Larven nicht als „Riesenlarven“ bezeichnen. Man kann nicht annehmen, daß die endocrinen Unterschiede zwischen Larve und metamorphosiertem Tier bei *Calyptocephalus* prinzipiell andere seien als bei *Rana*. Die Großwüchsigkeit ist eine konstitutionelle Eigenschaft der Art, wie viele andere auch, deren endocrine Ursachen erst beim senilen Tiere erlöschen oder im Organismus keine Reaktion mehr hervorrufen.

Die Normalgröße einer Tierart ist eine Anpassungseigenschaft wie seine Farbe, Zeichnung, Lebensweise usw. Bei ihrer Entstehung spielt der Charakter der Landschaft ebenso eine Rolle wie die Art der Feinde und die Möglichkeit des Nahrungserwerbs. In freiem, großzügigem Gelände mit wenig Deckung besteht beispielsweise für kleine Lurche die Gefahr der Ausrottung durch Wasservögel, soweit sie nicht optische Schutzvorrichtungen (Mimikry) besitzen.

Groß angelegte Untersuchungen über normal-endocrine Artkonstitution wären hier möglich und auf alle Fälle interessant. Man könnte etwa durch Verfütterung von Drüsensubstanzen oder besser durch Injektion von Drüsenextrakten endocrine Korrelationsindices feststellen. An schon geleisteten Vorarbeiten fehlt es nicht.

Wie vom Ochsenfrosch, so wird auch von *Calyptocephalus* behauptet,

seine Larve brauche zwei Sommer bis zum Abschluß der Metamorphose. Hier besteht wieder einmal das ungerechtfertigte Bestreben des Schematisierens, welches in biologische Fragen so oft eine unnötige Kompliziertheit hineinträgt und die Lösung so manchen Problems erschwert. Wenn man sieht, wie verschieden die Entwicklungsgrade der *Calyptocephalus*-Larven gegen Ende der Sommermonate sind, so wundert man sich nicht, daß bei einer Reihe von ihnen die Metamorphose vor Eintritt der kühlen Jahreszeit nicht mehr zum Abschluß kommen kann. Ihre Entwicklungsphase wird unter dem Einfluß der Kälte, vielleicht auch des Nahrungsmangels, natürlicherweise stationär und läuft erst weiter, wenn mit Eintritt der Frühlingsmonate die Stoffwechseltätigkeit wieder zunimmt und die Zellproliferation ansteigt. Solche „Spätlinge“ stammen vielleicht aus den spät abgelegten Eiern junger Tiere oder sind aus irgendeinem Grunde zeitweilig in ihrer Entwicklung im ersten Sommer gehemmt gewesen.

Die Vorgänge des Stoffwechsels und der Zellteilung pflegen sich ganz allgemein bei niedrigen Temperaturen zu verlangsamen und schließlich ganz zu stocken. Erhebliche, längere Zeit andauernde Abkühlung führt zu Lethargie und Tod. Die unmittelbare Reaktion auf den Kältereiz ist bei allen Lebewesen prinzipiell gleichartig, artspezifisch sind nur die Reaktionsschwellen und die Mittel zur Herbeiführung der Reizkompensation. Solange die Temperaturerniedrigung den Organismus nicht nachhaltig schädigt, sondern in ihrer Wirkung reversibel ist, besteht für diesen keine Notwendigkeit der Reizkompensation. So liegt der Fall bei den *Calyptocephalus*-Larven.

Erreicht oder überschreitet ein Kältereiz die Schädigungsschwelle, so gewinnt er Selectionswert und führt, wenn er zum Bestand der normalen Milieureize gehört, zur Ausbildung artspezifischer Reaktionsnormen.

Diese Reaktionsnormen können als *Reizflucht* oder als *Reizschutz* in Erscheinung treten.

Reizflucht nenne ich es, wenn ein Tier sich aus dem Reizbereich zurückzieht (Wanderung, Aufsuchen von Verstecken).

Reizschutz nenne ich es, wenn es im Reizbereich bleibt, aber durch Veränderungen an seinem Körper den Reiz ganz oder teilweise unwirksam macht (z. B. bei Säugetieren Erzeugung von Eigenwärme, Verstärkung des Haarkleides, Bildung subcutanen Fettes, Veränderung des Querschnittes oberflächlicher Gefäße [Mensch]).

Oft wird man Reizflucht und Reizschutz kombiniert finden, indem durch Reizflucht ein Milieu aufgesucht wird, für welches der vom Körper erreichbare Reizschutz genügt. Genügen Reizflucht und Reizschutz nicht zur Reizkompensation, so tritt außerdem noch die Primitiv-

reaktion auf (Kältestarre verschiedenen Grades, Winterschlaf¹⁾). Der Winterschlaf der Warmblüter scheint komplex bedingt zu sein, muß also vorsichtig beurteilt werden.

Santiago de Chile, Mai 1924.

¹⁾ Vgl. auch die Trockenzeitlethargie bei Lungenfischen, Alligatoren u. a.

Eine Kältestarre scheint auch beim Kolibri vorzukommen. Ich fand am Lago Llanquihue an einem kalten Aprilmorgen unter einer überhängenden Böschung einen erstarrten Kolibri der Gattung *Trochilus* und nahm ihn in der Tasche mit. Als ich ihn im Quartier herausnahm, war er vollkommen munter geworden und flog weg. Eine ähnliche Beobachtung erzählte mir der alte Vogelkenner OHDE in Valdivia.

BIOLOGISCHE REISESTUDIEN IN SÜDAMERIKA.

III. CHILENISCHE BEUTELRATTEN.

Von

HANS KRIEG,

Tübingen.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. August 1924.)

In Argentinien kennt jeder Kolonist die Beutelratten, wenn er auch meist nicht ahnt, daß diese Tiere weder Ratten sind noch, wie ihr spanischer Name „comadreja“ vermuten läßt, Wiesel. Er kennt die „comadreja picaza“ (*Didelphys paraguayensis* syn. *azarae*), welche so groß wird wie eine Hauskatze, und die iltisgroße „comadreja colorada“ (*Metachirus crassicaudatus*). Er schlägt sie tot, wo er kann und freut sich, wenn seine Hunde sie würgen. Denn bei dem und jenem ist es schon vorgekommen, daß eines Morgens blutgesättigt oder, wie die Leute sagen, von Blut betrunken, eine Comadreja im Hühnerstalle saß.

In Chile dagegen sind die Beutelratten in der Bevölkerung wenig bekannt. Die Ursache liegt nicht etwa darin, daß sie besonders selten wären. Eine Art ist in Mittelchile geradezu häufig. Aber die chilenischen Didelphyden sind kleine, unansehnliche Tiere, Zwerge im Vergleich zu den großen argentinischen Verwandten. Sie sind keine berüchtigten Räuber und Mörder, sondern harmlose nächtliche Kleintierjäger, deren Vorhandensein nur durch Zufall bemerkt wird, wenn etwa eines der Tierchen in eine Rattenfalle geraten ist oder wenn eines beim Holzfällen oder beim Umräumen von Reisighaufen und altem Gerümpel in seinem Versteck überrascht wird. Meist wird es dann als Ratte totgeschlagen, obgleich es besser wäre, wenn man es leben ließe.

Bis jetzt sind in Chile nur zwei Arten von Beutelratten einwandfrei festgestellt worden: *Dromiciops australis*¹⁾ (THOMAS 1894, PHILIPPI 1893) und *Marmosa elegans* (GRAY 1821, WATERHOUSE 1839). Eine zur Zeit auf der Insel Chiloë tätige, von den Vereinigten Staaten ausgesandte Sammelexpedition scheint dort eine dritte Form entdeckt zu haben, deren Bestimmung und Beschreibung noch abzuwarten ist. Möglicherweise handelt es sich um eine Art der Gattung *Caenolestes*.

Die beiden bekannten Arten sind ungefähr gleich groß. Die durchschnittliche Länge von Rumpf und Kopf zusammen dürfte etwa 12 bis 13 cm betragen. Die Männchen sind etwas stärker als die Weibchen. Die Chilenen nennen beide Arten ohne Unterschied „llaca“ oder „comadreja“, gelegentlich auch „monito del monte“, Waldäffchen. Die Mapuche-Indianer (Araukaner) bezeichnen sie als „kunguma“. Ob die

¹⁾ Synonyme *Dromiciops gliroides* und *Didelphys australis*.

Worte „wenukiki“ und „ngerúfilu“ ebenfalls diese Beutelratten bezeichnen oder ob sie, was gut möglich ist, Namen für Fabelwesen sind, das ist schwer festzustellen. WOLFFSOHN, welcher sich besonders eifrig mit dem Fang von *Marmosa* beschäftigt und das Tierchen jahrzehntelang beobachtet hat, erwähnt im Anschluß an BULLOCK-TEMUCO den araukanischen Namen kongoi-kongoi. Er hat in der Revista Chilena de Historia Natural von 1913 eine kurze Beschreibung von beiden Arten gegeben, welche leider fast nur aus einer Aufzählung systematischer Merkmale besteht. Das ist eine Eigenschaft, welche die Veröffentlichungen zoologiebeflissener Laien oft an sich haben. Man sollte bei jeder Gelegenheit darauf hinweisen, daß Angaben über Fortpflanzung, Lebensweise, Psyche oft interessanter und nie weniger wichtig sind als die Feststellung unbedeutender Besonderheiten des Haarkleides. Gerade WOLFFSOHN erwies sich im Gespräch als vorzüglicher Beobachter und sollte den Wert seiner Beobachtungen nicht unterschätzen. Wieviel Interessantes geht der Wissenschaft verloren, wenn die Arbeit der Sammler sich auf das Zusammentragen und Rubrizieren toten Materials beschränkt! Zur Beschreibung eines Tieres gehört sein Milieu nicht weniger als sein Skelet, seine Lebensweise nicht weniger als die Formel seiner Zähne. Wenn ich ein Tier wirklich kenne (was ja natürlich stets ein unerreichbares Ideal bleibt), so muß in mir die Nennung seines Namens einen Komplex von Vorstellungen erwecken, welcher so beschaffen ist, daß ich es in meiner Fantasie folgerichtig handeln und reagieren lassen kann, wie ein guter Romanschriftsteller seine Gestalten. Dieser Forderung kommt am nächsten der erfahrene Jäger in seinem Verhältnis zum Wild.

Ich habe bei den Beutelratten ganz allgemein beobachtet, daß sie bei kalter Witterung ihre Schlupfwinkel nicht freiwillig verlassen und sogar mehrere Nächte hintereinander nicht auf Raub ausgehen. Nach Beobachtungen an Gefangenen scheinen dann Stoffwechsel und Sensorium etwas herabgesetzt zu sein.

In Zeiten guter Ernährung speichern alle Beutelratten ein erhebliches Quantum von Fett auf, welches sich außer im Mesenterium besonders im Unterhautbindegewebe des Bauches abzulagern pflegt, wo sich dann eine regelrechte Fettwamme bilden kann. Am auffälligsten ist aber die Fettspeicherung unter der Haut des Schwanzes, besonders nahe der Schwanzwurzel. Bei einem Männchen von *Didelphys paraguayensis*, das ich in engem Käfig regelrecht gemästet habe, um ein deutliches Bild der Gefangenschaftsfolgen zu erhalten, wurde der Schwanz in seiner basalen Hälfte wulstig und dick mit unregelmäßig höckeriger Oberfläche. *Metachirus crassicaudatus* verdankt der periodischen Verdickung dieses Schwanzteiles den Speciesnamen, und auch bei *Dromiciops* und *Marmosa* läßt sich die Fettspeicherung im Schwanze leicht beob-

achten. Bei *Marmosa* ist dann die Schwanzbasis am Grunde wie eingeschnürt, wodurch die Gestalt des Schwanzes wie die einer langgeschossenen Mohrrübe wird. Diese Besonderheit hat GAY (1847) veranlaßt, eine dickschwänzige nördliche Form gegen die seiner Ansicht nach nur mittelchilenische Form *Marmosa elegans* als *Didelphys crassicaudata* abzugrenzen. Er hat *Marmosa elegans* mit WATERHOUSE (1839) noch als *Didelphys elegans* bezeichnet. Vermutlich ist er durch einen Saison-dimorphismus irregeleitet worden.

Diese Speicherfähigkeit ermöglicht es den Beuterratten, lange Zeit ohne Nahrung zu bleiben und bei lange andauernder kalter Witterung in einen regelrechten Winterschlaf zu verfallen. Eine *Marmosa*, welche

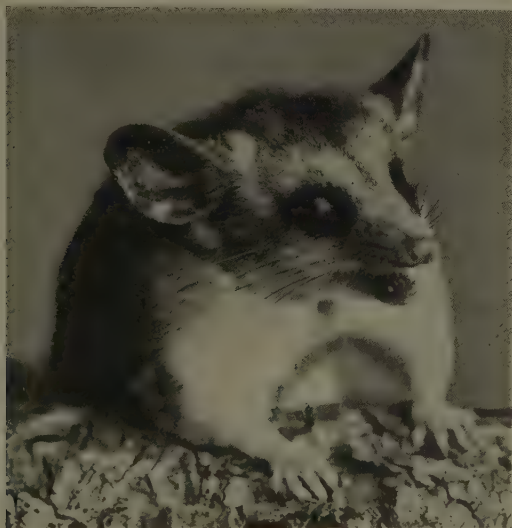


Abb. 1. *Marmosa (elegans?)* aus der Sierra de la Ventana. Nach einer mir von Dr. CARLOS BRUCH, La Plata, freundlichst übergebenen Aufnahme. Nat. Gr.

BRUCH, La Plata, in der Sierra de la Ventana gefangen hatte und lange Zeit im Käfig hielt, kam zu Beginn des Winters immer seltener aus ihrem Nest heraus und fiel schließlich in tiefen Schlaf. „Ich fand sie starr, abgemagert, mit steifen Gliedern, die Zunge ragte aus dem etwas klaffenden Munde heraus, es fehlte jegliche sichtbare Atmung.“ „... ich brachte sie neben den Ofen, am nächsten Tage war sie wieder ziemlich beweglich, nahm auch schließlich wieder Milch zu sich, fraß gut und erholte sich recht rasch“ (aus dem Spanischen übers. K.). Dieser Winterschlaf war also nicht weniger tief als derjenige der Haselmäuse und Murmeltiere.

Marmosa elegans scheint ein sehr weites Verbreitungsgebiet zu haben. Wie gesagt, ist sie in Mittelchile häufig. Sie scheint sich bis nach Perú

und Bolivien auszubreiten und auch in Argentinien vorzukommen. Doch möchte ich die Frage offen lassen, ob die in den Sierras von Córdoba und der nördlich von Bahia Blanca gelegenen Sierra de la Ventana gefangenen Exemplare tatsächlich zur Species „*elegans*“ gehören. Dasselbe gilt für die in Brasilien unter demselben Namen festgestellte Art. Jedenfalls kann man sagen, daß auch ein Gebirge wie die Kordillere für ihre Ausbreitung kein Hindernis bildet, denn sie scheint im Bergland der Küsten- und Hauptkordillere und in den Sierras mehr als in den Ebenen heimisch zu sein; vielleicht, weil sie dort mehr Schlupfwinkel findet, vielleicht auch, weil sie dort nicht durch ihre größeren Verwandten gefährdet wird. Die Hauptkordillere gilt ja im allgemeinen mit Recht als eine wichtige tier- und pflanzengeographische Scheidewand, und wer sie überschreitet, der ist erstaunt über den plötzlichen Wechsel des floristischen und faunistischen Bildes. Doch habe ich den Eindruck gewonnen, daß dieses Hochgebirge weniger als mechanisches Hindernis für die Ausbreitung und Kommunikation der Arten zu betrachten ist, denn als Grenze zwischen zwei sehr verschiedenen Klimaten. Diese Grenze ist in Höhe von Mittelchile und vom Norden Südchiles ziemlich scharf, im Norden dagegen durch Hochebenen, im Süden durch Quertäler und niedere Pässe hier und da etwas verwickelt.

Für Tiere von der vielgewandten Anpassungsfähigkeit der Beuterratten an verschiedenes Milieu bilden die Kordillerenpässe weniger große Hindernisse als etwa für kleine Singvögel, von welchen tatsächlich für Argentinien und Chile nur wenige gemeinsam sind. Auch die Gürteltiere überwinden übrigens das mechanische Hindernis von Osten nach Westen wohl, breiten sich aber auf der chilenischen Seite nicht aus und gelten dort als Irrgäste in der Nähe der Pässe. So ist *Dasyus (zaedyus) minutus* Desm. in Chile bei Rio Colorado (Los Andes) und bei San Fabian de Alico (San Carlos) gefangen worden. Die Gürteltiere sind eben viel spezialisierter als die Beuterratten und als Grabtiere viel mehr milieugebunden als diese. Aber es fällt auf, daß die Formen *Didelphys paraguayensis* und *Metachirus crassicaudatus*, die doch in Nordargentinien so häufig sind, in Chile ganz fehlen. Im Gegensatz zu *Marmosa* sind sie mehr Formen der Ebene, und ihr größeres Nahrungsbedürfnis verwehrt ihnen den Durchtritt durch die lebensarmen Hochgebirgsregionen, in welchen die kleine *Marmosa* immer noch ein paar Insekten findet, um ihr Leben zu fristen.

Wenn man von der Annahme ausgeht, daß die in Argentinien gefundenen Zwergbeutelratten mit den chilenischen art- oder sogar speciesgleich sind, so braucht man zur Erklärung nicht notwendigerweise an eine lebhaftere Kommunikation zwischen den ost- und westandinen Gebieten etwa vor den letzten tertiären Hebungen des Gebirges zu denken (die allerdings vermutlich zeitweilig bestanden hat).

Im übrigen ist es ungerechtfertigt, wenn auch gefühlsmäßig leicht verständlich, anzunehmen, daß sich die Marsupialier in Südamerika gerade in süd-nördlicher und west-östlicher Richtung ausbreiten, wobei man doch immer den Hintergedanken hat, der australische Komplex sei das Ausbreitungszentrum der Beuteltiere gewesen. Denn er ist viel eher als ihr Reservat anzusprechen, als der wesentlichste Rest ihres früher enormen Verbreitungsgebietes. Für diese, heute wohl allgemeine, Ansicht lieferte die Feststellung des *Peratherium Curvieri* Fisch. durch CUVIER im Gips des Montmartre eine wichtige Grundlage. In Südamerika scheinen zur Tertiärzeit mehr Arten von Didelphyden gelebt zu haben als jetzt (*Ameghino* u. a.). Daß sich gerade die Didelphyden so zahl erhalten, erklärt sich aus ihrer großen Anpassungsfähigkeit (auch an die Nähe des Menschen). Ihre starke Vermehrung und ihre Kletterfähigkeit bilden einen Ausgleich gegenüber ihrer psychischen Unterlegenheit unter die placentalen Säuger, mit welchen sie das Wohngebiet teilen; ihre nächtliche Lebensweise schützt sie gegen die zahlreichen Tagraubvögel.

Psychologisch scheinen mir die beiden kleinen chilenischen Beuteltieren von ihren größeren argentinischen Verwandten, über welche ich mich an anderer Stelle geäußert habe, nicht wesentlich verschieden zu sein, ebensowenig untereinander. Es ist ja zu verstehen, daß die psychischen Funktionen sozusagen um so schematischer ablaufen, je primitiver sie sind. Immerhin sind individuelle Besonderheiten im Verhalten gefangener (auch gleich alter und gleichgeschlechtiger Tiere) nicht zu verkennen. Man kann phlegmatisch-stumpfe und cholerisch-reizbare Individuen unterscheiden.

Die *Marmosa*, welche BRUCH lebend hielt, wurde nicht eigentlich zahm, obgleich sie sehr jung gefangen worden und anfangs mit dem Tropfenzähler „gesäugt“ worden war und obgleich man sich viel mit ihr beschäftigte. Sie lernte ihren Pfleger nie kennen. Es scheint bei allen Didelphyden dasselbe zu sein: sie bleiben unzähmbar, und auch wenn man sie durch Vorenthaltung eines Schlupfwinkels daran gewöhnt, bei Tage zu fressen und in engem Käfig hält, so erreicht man bei ihnen höchstens eine gewisse Abstumpfung. Sobald sie wieder in einen geräumigen Käfig gebracht werden, in welchem sie sich verstecken können und wenig gestört werden, verlassen sie nach meinen Erfahrungen ihr Nest nur mehr bei Nacht und ziehen sich bei jeder Störung zurück.

Die Nahrung von *Dromiciops* wie von *Marmosa* besteht im Freileben ganz vorwiegend aus Insekten und Insektenlarven, doch bin ich überzeugt, daß sie auch schlafende kleine Vögel würgen, Nester plündern und kleine Mäuse überwältigen.

Die wesentlichsten morphologischen Unterschiede zwischen *Marmosa* und *Dromiciops* sind diese:

Die Schnauze ist bei *Marmosa elegans* auffallend spitz, geradezu spitzmausähnlich. Vermutlich ist die von R. A. PHILIPPI aufgestellte Art *Didelphys soricina* mit *Marmosa elegans* identisch. Die Schnauze von *Dromiciops australis* ist zwar ebenfalls zierlich, aber nicht so lang ausgezogen.

Die Ohren sind bei *Marmosa* sehr groß, wie die Abbildungen zeigen, und so zart behaart, daß sie nackt erscheinen. Bei *Dromiciops* sind sie kurz und deutlich behaart.

Bei *Marmosa* steht der erste Schneidezahn des Oberkiefers dicht



Abb. 2. I *Marmosa elegans*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr. II *Dromiciops australis*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr. III Schwanz von *Dromiciops*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr. IV Schwanz von *Marmosa*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

an seinem spiegelbildlichen Partner und ist vom zweiten durch eine deutliche Lücke getrennt. Bei *Dromiciops* ist umgekehrt der Abstand zwischen den beiden Incisivi primi größer als der zwischen primus und secundus. Außerdem bestehen kleine Unterschiede zwischen den beiden Formen in bezug auf die Gestaltung der Prämolaren und Molaren. Die Zahnformeln sind gleich $\left(\begin{smallmatrix} 5 & 1 & 3 & 4 \\ 4 & 1 & 3 & 4 \end{smallmatrix} \right)$. Der Processus mastoideus ist bei *Dromiciops* auffallend groß.

Der Schwanz ist bei *Marmosa* mindestens etwa gleich lang wie Kopf und Rumpf zusammen, meist bedeutend länger, sehr variabel. Er ist

an der Basis eingeschnürt und erscheint wegen seiner spärlichen Behaarung nackt. Bei *Dromiciops* scheint er im allgemeinen kürzer zu sein als Kopf + Rumpf (126 : 102 mm) und ist deutlicher behaart. Besonders an seiner Basis zeigt er, ins Zwerghafte übertragen, ähnliche Verhältnisse wie der Schwanz von *Metachirus* (Abb. 2, III).

Bei *Marmosa* ist die Farbe der Haare an der Oberseite von Kopf und Rumpf und an der Außenseite von Oberarm und Oberschenkel graubraun, im Jugendkleid mehr grau, an Kopf und Rückenmitte am dunkelsten. Die Unterseite von Rumpf und Kopf, der ganze distale Abschnitt der Extremitäten und deren Innenseite sind weiß behaart.

Bei *Dromiciops* fand ich die Färbung an der Oberseitemehrgelbbraun, mit leichtem rötlichen Schimmer, die an der Unterseite schmutzig weiß mit gelblicher Tönung. Die Haare im Beutelkrater eines alten Weibchens (Abb. 3) waren lebhaft rostbraun. Die Unterseite des Kopfes ist eine Schattierung heller als die des Rumpfes. Die stark behaarte Schwanzbasis ist ringsherum gelbrot.

Beide Arten haben den für die meisten Beuterratten und viele andere Beuteltiere so bezeichnenden braunen bis schwarzen Augenfleck. Dieser Fleck ist stets verbunden mit spitzem Auslaufen der dunklen Dorsalbehaarung in der Stirnregion zwischen den Augen, welche dort besonders intensiv gefärbt zu sein pflegt und an Dunkelheit dem Augenfleck nicht oder wenig nachsteht.

Die Vermehrung ist bei *Marmosa* eine viel intensivere als bei *Dromiciops*. Wenigstens erzählte mir WOLFFSOHN, er habe im Uterus einer



Abb. 3. Altes Weibchen von *Dromiciops australis*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Marmosa einmal 17 Embryonen gefunden, von welchen auf einer Seite acht lagen, auf der anderen neun.

Von *Dromiciops* sind bis jetzt als Höchstzahl fünf Embryonen bzw. Beuteljunge berichtet worden. Ich selbst habe einmal vier Junge beobachtet. Bei zwei in meinem Besitz befindlichen erwachsenen Weibchen, welche schon geworfen haben, finde ich je nur vier wohlentwickelte Zitzen (Abb. 3).

Der Beutel ist bei beiden Arten sehr flach. Er besteht eigentlich nur aus einem Ringwulst, welcher sich nach vorn öffnet und in zwei parallele Längsfalten übergeht (Abb. 3).

Dromiciops gilt für recht selten, was aber wahrscheinlich an ihrer verborgenen Lebensweise liegt. Auf meiner Reise durch Südchile konnte ich nur fünf Exemplare zusammenbringen und auch diese nur durch günstige Zufälle. Das Verbreitungsgebiet dieser Art scheint sich von Valdivia südwärts bis zur Magelanstraße zu erstrecken. In allen mir bekannt gewordenen Fällen wurden die Tiere beim Roden des Urwaldes in Baumhöhlen gefunden oder beim Verbrennen von abgeschlagenem Astwerk entdeckt. Vermutlich hat man es hier mit einem Tier zu tun, welches im Gegensatz zu manchen anderen Beutelratten ausschließlich die sicher für sie alle ursprüngliche kletternde Lebensweise beibehalten hat und welches der Urwaldregion Südchiles trotz deren fortgesetzter Verkleinerung durch die Arbeit der Kolonisten treugeblieben ist.

Das Verbreitungsgebiet von *Marmosa* schließt nach Norden an jenes von *Dromiciops* an. Sie lebt auch an Orten, wo Wald längst vollkommen fehlt und kann z. B. in den Gärten an der Peripherie von Valparaiso gefangen werden. In der Küstenkordillere, im mittelchilenischen Teil des großen Längstales, in den Tälern der Hochkordillere ist sie zu finden, und der Uferschlamm der Sümpfe bei Limache ist mit ihren zierlichen Fährten übersät, welche leicht erkennbar sind an der opponierbaren ersten Zehe der Didelphyden. Sie benutzt jeden Schlupfwinkel: eine Felsspalte, ein Astloch, ein Vogelnest und bevorzugt die kleinen Höhlen im Wurzelwerk der Bäume.

Rosario, Juni 1924.

LACERATION, KNOSPUNG UND HETEROMORPHOSE BEI ACTINIA EQUINA L.

Von

WALTER LANDAUER.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen 6. August 1924.)

Seit der ABBÉ DICQUEMARE vor 150 Jahren zum erstenmal bei *Metridium (Actinoloba) dianthus* Fortpflanzung durch Abtrennung von Teilen der Fußscheibe beobachtete, ist diese, Laceration genannte, Vermehrungsart von einer Reihe von Forschern erwähnt oder genauer beschrieben worden. Beinahe alle Beobachtungen beziehen sich auf die Familie *Sagartiidae*, innerhalb deren Laceration bei folgenden Arten festgestellt wurde:

Metridium (Actinoloba) dianthus (DICQUEMARE 1776, GOSSE 1860, TORREY 1900, HAMMATT 1906, HAUSDING 1914), *Aiptasia Contarini* (CONTARINI 1844, ANDRES 1882), *Aiptasia lacerata* (DALYELL 1848, ANDRES 1882), *Sagartia miniata* (GOSSE 1860), *Sagartia coccinea* (GOSSE 1860), *Sagartia venusta* (GOSSE 1860), *Sagartia pellucida* (FISCHER 1875), *Heliactis bellis* (ANDRES 1882), *Phellia nummus* (ANDRES 1882), *Bunodes gemmaceus* (DALYELL 1848, ANDRES 1882).

Nur bei einer Art aus der Familie *Actiniidae* ist ebenfalls Laceration bekannt geworden, nämlich bei *Anemonia sulcata (Anthea cereus)* (GOSSE 1856, BOHN 1908). Während die Fortpflanzung durch Laceration bei den *Sagartiiden* ziemlich häufig zu sein scheint, hat doch eine der Arten sogar einen darauf hinweisenden Namen, ist sie bei den *Actiniiden* offenbar weniger verbreitet. Aber es ist von vornherein wenig wahrscheinlich, daß sich bei den *Actiniiden* die Laceration auf die eine Art beschränkt, von der sie bisher beschrieben worden ist. So dürfte jeder weitere Fall von Interesse sein. Ich hatte nun Gelegenheit bei *Actinia equina*, der häufigsten Nordseeform der *Actiniiden*, einen typischen Fall von Laceration zu beobachten. Die Vorgänge, die zur Abspaltung eines Teiles der Fußscheibe führten, verliefen zunächst in der von ANDRES beschriebenen

(von ihm *scissiparità* genannten) und in den Abbildungen *A'* bis *E'* (Taf. VII) seiner Arbeit abgebildeten Weise. Das Tier, das vorher langsam im Aquarium herumgekrochen war, setzte sich an einer Stelle fest. An einer Seite schob sich die Fußscheibe allmählich vor und es war schließlich ein seitlicher abgegrenzter Bezirk an derselben von unten sichtbar. Nach einiger Zeit trat nun von einer Stelle aus eine fortschreitende Abtrennung dieses Teiles der Fußscheibe ein; der ab-



Abb. 1.

getrennte Teil klappte sich gleichzeitig nach außen um. Und nun zeigte sich in der Weiterentwicklung eine Differenz gegenüber den Beobachtungen von ANDRES. Der Abtrennung dieses halbkreisförmigen Stückes der Fußscheibe folgte nämlich die Abtrennung eines weiteren



Abb. 2.

etwa gleich großen, ebenfalls halbkreisförmigen Fußscheibenteiles und auch dieses wurde nach außen geklappt. Auf Abb. 1 sieht man, wie die Teile in diesem Stadium orientiert waren. Gleichzeitig begannen nun an der seitlichen Wundfläche des zuerst abgetrennten Teiles die ersten Tentakel zu erscheinen. Der kleine Tentakelkranz rückte ganz allmählich — wie überhaupt alle Vorgänge außerordentlich langsam vor sich gingen —, gleichzeitig seine Tentakelzahl ver-

mehrend, nach oben, bis er auf der Oberfläche des Lacerationsstückes angelangt war. Das Aussehen des Tieres in diesem Zeitpunkt sieht man in der Abb. 1 von unten und in Abb. 2 schräg von oben. An dem später abgeschnürten Teil waren keinerlei Veränderungen zu beobachten. Zwischen dem ersten und zweiten Lacerationsstück befand sich nur ein schmaler Verbindungsstrang, während sich das letztere breit an die Fußscheibe des Muttertieres ansetzte und mit dem Mauerblatt desselben in Verbindung geblieben war. Durch diese Verbindung von Mauerblatt und Lacerationsstück wurde das Muttertier infolge der seitlichen Verlagerung des Lacerationsstücks schräg zu diesem hingezogen. Das erste Lacerationsstück mit dem Tentakelkranz bewegte sich darauf im Kreisbogen nach oben zu dem Muttertier hin, bis es sich — die seitlichen Wundränder parallel zueinander — an das zweite Lacerationsstück dicht angelegt hatte. Abb. 3 zeigt etwa dieses Stadium. Die Vorgänge erinnern in mancher Hinsicht an die Beobachtungen von HAMMATT, der bei der Laceration von *Metridium marginatum* beschrieben hat, wie



Abb. 3.

sich das Lacerationsstück allmählich einrollt und die Gestalt des Muttertieres formiert, aber bei ihm wie bei ANDRES und den übrigen Beobachtern handelt es sich um ein einheitliches Lacerationsstück, das eingerollt wird. In diesem Stadium scheint zwischen Mutter und Tochterindividuum keine Reizleitung mehr stattzufinden; wenigstens bleiben selbst kräftige mechanische Reize auf das eine der beiden Tiere, die dasselbe zu völliger Contraction veranlassen, ohne Einfluß auf das andere.

HAUSDING hat gegenüber den Beobachtungen von ANDRES betont, daß der Vorgang der Laceration nicht durch eine Abreißung (scissiparität) des Stückes vor sich gehe, sondern daß in einer kleinen Entfernung von der Peripherie der Fußscheibe ein Riß auftrete, der vom Mauerblatt bis zur Fußscheibe hinab durchgreife, wodurch ein Kreisringstück des äußeren Fußscheibenteiles abgetrennt werde. Dieser Teil soll an die Unterlage festgeheftet sein, während das Muttertier sich fortzubewegen beginnt; durch den dadurch bedingten Zug erhalte das Lacerationsstück Triangelform, bis schließlich der eine Verbindungsstrang reiße. Der

weitere Verlauf geht dann auch nach HAUSDING in Form einer Einrollung vor sich. Für den von mir beobachteten Fall kommen die Angaben von HAUSDING keinesfalls in Frage; ich kann vielmehr nur die Beobachtungen von ANDRES hinsichtlich der Abtrennungsart der Stücke bestätigen, denen auch TORREY für *Metridium* zustimmte. Auch von der von HAMMATT bei *Metridium* beschriebenen allmählichen Einfaltung nach Art eines parallel zur Höhe geführten Kegelschnitts war nichts zu beobachten. Das gleiche gilt hinsichtlich einer anderen Frage. ANDRES gibt an, daß die erste Anlage des Tentakelkranzes und des Ösophagus sich an dem seitlichen Wundrand des Lacerationsstücks befindet und erst allmählich in die Höhe rückt; HAUSDING dagegen sagt: „es entstehen zunächst Tentakel über der Mitte des alten Teiles“, und nur in einem Falle fand er, daß die Entstehungsstelle des ersten Tentakels etwas nach der Neubildungszone (dem seitlichen Wundrand) hin lag. Ich muß auch in dieser Hinsicht, wie aus der obigen Schilderung hervorgeht, die Beobachtungen von ANDRES völlig bestätigen.

FISCHER (1887) hatte vergeblich versucht, bei *Actinia equina* durch Abschneiden von Teilen der Fußscheibe künstliche Laceration zu erhalten, und sagt schließlich hinsichtlich der geschlechtlichen Fortpflanzung, es sei „a peu près certain que tel est le mode exclusif de reproduction de cette Actinie“. Er hält es aber immerhin für möglich, daß die Fußscheibenteile nach Abschluß seiner Beobachtung noch Tentakel regeneriert hätten, schließt aber jedenfalls aus der Langsamkeit der Vorgänge auf die Ungewöhnlichkeit der Vermehrung durch Ableger bei diesen Formen. Ich konnte beobachten, daß kleinere und größere Fußscheibenteile regelmäßig einen Tentakelkranz regenerieren. Dagegen ist der langsame Verlauf der Regeneration sowohl bei künstlicher Laceration wie in dem natürlichen Falle zweifellos auffallend; ob man daraus darauf schließen darf, daß *Actinia equina* sich in der Natur selten derartig vermehrt, mag dahingestellt bleiben. Sehr wahrscheinlich ist es jedenfalls, daß die von mir beobachtete natürliche Laceration nicht unter schlechten Lebensbedingungen vor sich ging. Sowohl dieses Tier wie eine Reihe anderer Exemplare von *Actinia equina* befinden sich schon nahezu $\frac{3}{4}$ Jahre im Aquarium des hiesigen Instituts; keines ist eingegangen und die Tiere sehen heute genau so frisch aus wie zu Anfang.

Die Fortpflanzungsmöglichkeiten sind in der Klasse der Actinien außerordentlich mannigfaltig. Neben der geschlechtlichen Vermehrung und der eben besprochenen Laceration ist bei verschiedenen Formen ziemlich häufig Längs-, in einzelnen Fällen auch Querteilung und Knospung beobachtet worden. Knospung ist am besten bei der gewöhnlich sich durch strobilähnliche Querteilung vermehrenden *Gonactinia prolifera* aus der Familie der Gonactiniiden beschrieben worden

(BLOCHMANN und HILGER, CARLGREN 1904 b), wo sie offenbar nicht allzu selten vorkommt. Sonst habe ich in der Literatur nur noch die Angaben von TORREY gefunden, der bei *Metridium fimbriatum* Verill Knospung sowohl an der Oberseite der ausgestreckten Fußscheibe wie in der Ösophagusregion beobachtete. Mir liegen zwei Fälle von Knospung bei *Actinia equina* vor (Abb. 4—6). Bei dem einen konnte man zuerst eine allmählich fortschreitende Abgrenzung eines kleinen, runden Bezirkes an der Fußscheibe sehen (Abb. 4); zu dieser Zeit waren am Mauerblatt äußerlich noch keinerlei Veränderungen

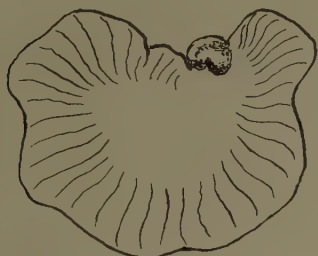


Abb. 4.

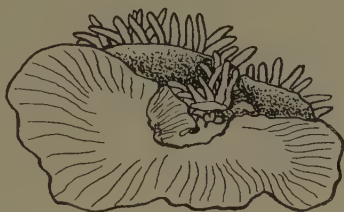


Abb. 5.

wahrzunehmen. Erst nach einiger Zeit brach dann seitlich ein Tentakelkranz hervor, der ziemlich groß wurde (Abb. 5). Im zweiten Falle erschien zuerst etwa in halber Höhe des Mauerblattes eine stecknadelkopfgroße, knotenförmige Verdickung, die allmählich an Größe zunahm und schließlich zur Ausbildung eines Tentakelkranzes führte (Abb. 6). In beiden Fällen ist es sehr unwahrscheinlich, daß ursprünglich eine Verletzung vorlag. Wir müssen vielmehr annehmen, daß auch in der Familie der Actiniiden gelegentliche Knospung auftritt. Bei den oben beschriebenen beiden Fällen lösten sich die durch Knospung entstandenen Tiere während der Beobachtungszeit nicht vom Muttertier los. HAUSDING hat sich gegen die



Abb. 6.

Unterscheidung von TORREY zwischen Pedalknospung und Laceration gewandt und sie für überflüssig erklärt; er meinte offenbar, daß es sich wie bei seinen Beobachtungen nur darum handle, daß die Lacerationsstücke zum Teil sich gleich vom Muttertier lösten und getrennt weiterentwickelten, zum Teil aber noch längere Zeit mit dem Muttertier durch einen Verbindungsstrang zusammenhingen. Ich glaube, daß kein Mensch daran denken wird, das letztere Knospung zu nennen und daß das sicher, wie HAUSDING sagt, ein mehr zufälliger Unterschied ist. Nach der Beschreibung, die TORREY gibt, nehme ich an, daß er ähnliche Vorgänge wie die eben von

mir beschriebenen gesehen hat, und diese muß man zweifellos als Knospung von der Laceration unterscheiden. Daß es sich in den vorliegenden Fällen um eine richtige Knospung und nicht etwa eine oberflächliche Heteromorphose handelt, zeigten Schnittserien durch die beiden Tiere¹⁾. CARLGREN (1904b) hat ja von einem Exemplar von *Metridium*, das er im Aquarium gefunden hatte und das etwa in Mitte der Körperhöhe eine zweite Mundscheibe mit Tentakelkranz besaß, gezeigt, daß es sich dabei nicht, wie er zunächst vermutet hatte, um Knospung, sondern um eine äußerliche Heteromorphose handelte. Schnitte durch das Tier zeigten ihm nämlich, daß jede Spur einer Mundöffnung und eines Schlundrohres fehlte. Die Schnitte durch die beiden oben beschriebenen Fälle dagegen lieferten den Beweis, daß von der Mundscheibe der seitlichen Knospe ein Schlundrohr nach innen führt und hier frei endet. Um das Schlundrohr ist eine verschiedene Zahl von Septen zu sehen. Der Sphincter der Mundscheibe ist deutlich zu erkennen. So sind beide Fälle als echte Knospungen charakterisiert. Bei dem einen der beiden Tiere fand sich außerdem noch ein eigenartig abgegrenzter Bezirk von birnförmiger Gestalt, der noch keine ausgesprochene Differenzierung zeigt und in dem ich eine weitere, eben angelegte, Knospe vermutete.

Schließlich wollen wir uns noch Beobachtungen über experimentell erzeugte Heteromorphosen bei *Actinia equina* zuwenden. Sei JACQUES LOEB die Bezeichnung Heteromorphose „for the formation of an organ which in form and function is different from that which has been lost“ eingeführt und durch überaus sinnreiche Experimente mit Hydrozoen und Anthozoen ihre Analyse in Angriff genommen hat, ist nur sehr wenig über Heteromorphosen bei Actinien bekannt geworden. LOEB selbst hatte bei einer Reihe von Actinien (*Actinia equina*, *Actinia cari*, *Adamsia Rondeleti*, *Anemonia sulcata*, *Cereactis aurantiaca* usw.) vergeblich versucht, Heteromorphosen zu bekommen. Der erste Beobachter einer Heteromorphose bei Actinien war DICQUEMARE, der von der Regeneration eines Tentakelkranzes und einer Mundscheibe bei *Metridium* in zwei Fällen berichtet. Um die Versuche von CERFONTAINE, der Heteromorphose bei *Astroides calycularis* erhalten hatte, bei den Actinien nachzuprüfen, stellte HAZEN entsprechende Versuche an *Sagartia luciae* an und fand, daß bei horizontaler Durchschneidung in etwa halber Höhe stets normale Regeneration stattfand. Nur wenn der Schnitt nahe der Mundscheibe geführt wurde, entstanden an der aboralen Schnittfläche kleine Tentakel, die bald wieder resorbiert wurden. TORREY und MERY erhielten dann bei *Sagartia Davisi* in einer Reihe von Fällen

¹⁾ Die Fixation gelang am besten nach Betäubung mit 1%iger Chlorkaliumlösung mit einer warmen Mischung von gleichen Teilen Chromessig- und Pikrinschwefelsäure.

die Bildung von Mundscheibe und Tentakelkranz an aboralen Schnittflächen. MOSZKOWSKI berichtet von zwei Fällen von Heteromorphose, die er bei *Metridium dianthus* erhalten hat, und CARLGREN (1904, 1909) fand ebenfalls, daß sie in seltenen Fällen bei *Metridium* und *Sagartia* vorkommt. CARLGREN (1904b) hat weiterhin einen Fall von Heteromorphose bei einer *Edwardsiella*-Art in der Natur gefunden und berichtet, daß ebenfalls in der Natur ein solcher bei *Gyrostoma tristis* von STUHLMANN beobachtet wurde. GUYON fand ein Exemplar von *Actinia mesembryanthemum* (*A. equina*), das — wohl als Folge einer oralen Spaltung — an der Oberseite zwei getrennte Mundscheiben besaß, von denen die eine zwei Mundöffnungen hatte. Schließlich hat CHILD bei Experimenten mit der Halcampide *Harenactis attenuata* Heteromorphosen erhalten. Heteromorphose ist also innerhalb der Actinien experimentell bis jetzt beinahe nur bei Vertretern der Familie *Sagartiidae* erhalten worden; in der Familie *Actiniidae* stehen die beiden in der Natur gefundenen Fälle (STUHLMANN, GUYON) allein da. Ausgehend von Versuchen über die Regeneration von Fußscheiben an horizontalen aboralen Schnittflächen bei *Actinia equina* erhielt ich einige Fälle von Heteromorphose, von mehr oder weniger weit gehender Regeneration von Mundscheibe und Tentakelkranz. Die Regeneration einer Fußscheibe sah ich nur einmal, und man kann natürlich auf einen so vereinzelteten Fall kein Gewicht legen. Die von einer Anzahl früherer Autoren schon festgestellte Tatsache, daß die Actinien an aboralen Wundflächen äußerst selten oder nie Fußscheiben regenerieren, entbehrt vorläufig der sicheren Erklärung, denn eine solche wie die CARLGRENS, daß die „Fußscheibenpotenzen fehlen“, ist wirklich um nichts besser als die *virtus dormitiva* des Baccalaureus von MOLIÈRE zur Erklärung der Schlafwirkung des Opiums. Doch kehren wir zunächst zur Heteromorphose bei *Actinia equina* zurück. Aus den von mir beobachteten Fällen will ich nur zwei hier besprechen (Abb. 7—10). In den meisten Fällen kam es nicht zu einem Verschuß des Tieres an der aboralen Wundfläche. Der Rand des Mauerblattes rollte sich von allen Seiten gleichmäßig bis zum Ösophagus nach innen ein und verheilte; die Mesenterialfilamente lösten sich allmählich heraus, so daß schließlich ein ringförmiges Gebilde mit weitem Lumen in der Mitte übrig blieb, das noch lange Zeit vegetieren konnte, aber schließlich zugrunde ging. An dem Rand solcher Gebilde kommt es ziemlich oft zu Tentakelregenerationen, die späterhin natürlich das Schicksal des Muttertieres teilen. Die Bildung von Heteromorphosen an Ringen (allerdings etwas anderer Natur) hat ja auch CHILD bei *Harenactis* beobachtet. Einen typischen Fall solcher Art zeigt die Abb. 7; die Mesenterialfilamente sind noch nicht völlig herausgelöst. In zwei Fällen kam es aber zur Regeneration vollständiger Mundscheiben und Tentakel-

kränze, von denen der eine in Abb. 8 wiedergegeben ist. Abb. 8 zeigt deutlich, wie der Verschluß der aboralen Wunde durch allmähliche Zusammenziehung des Mauerblattes zustande kam. Die gestrichelte, grünlichgelbe Streifung des Mauerblattes läuft sternförmig auf den Rest der ursprünglich weit klaffenden Öffnung zu. Hier ist der neue Tentakelkranz entstanden, an dessen linker Seite noch Reste von Mesenterialfilamenten aus dem Innern hervorragen. Auf der linken



Abb. 7.

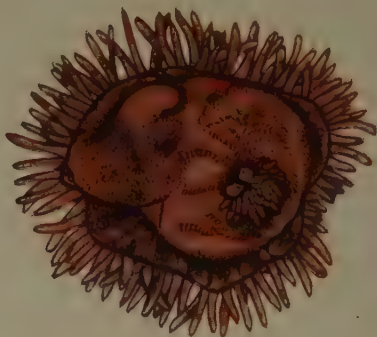


Abb. 8.

Seite der Aboralfläche erhebt sich eine wurstförmige Aussackung, die man in der Seitenansicht (Abb. 9) deutlicher sieht. In dem Stadium der Abb. 9 hat sich die Wunde vollständig geschlossen, die Tentakel sind größer geworden; Mundscheibe und Schlundrohr mit zwei Siphonoglyphen sind völlig normal ausgebildet. Abb. 10 zeigt das gleiche Tier noch einmal mit — infolge eines Betäubungsversuches — ausgestülptem



Abb. 9.



Abb. 10.

Schlundrohr. Die Feststellung von HAZEN (1903) sowie TORREY und MERY für *Sagartia*, daß weder Schwerkraft noch Kontakt, d. h. die Orientierung der Stücke, auf die Entstehung von Heteromorphosen bzw. die Regeneration einer Mundscheibe und von Tentakeln einen Einfluß hat, kann ich für *Actinia equina* bestätigen.

Für die Tatsache, daß an den oralen Hälften von Actinien viel seltener Regenerationsvorgänge auftreten als an abgeschnittenen Fuß-

scheiben, sind eine Reihe mehr oder weniger plausibler Erklärungen versucht worden. MOSZKOWSKI zählt als solche hemmende Faktoren auf: 1) Die Verhinderung der Wundheilung durch ausgepreßte Teile des Schlundrohres und der Mesenterialfilamente. 2) Das Ausbleiben der Wasseraufnahme, die nach ihm durch die Fußscheibe erfolgt und damit Verhinderung der Regulation der Turgeszenzverhältnisse, die nach LOEB und CHILD für die Regeneration der Actinien von großer Bedeutung sind und 3) basiapicales Wachstum der Actinien, durch das Wachstumsvorgänge in umgekehrter Richtung auf strukturelle Hindernisse stoßen. CARLGREN (1909) wendet gegen den ersten Punkt ein, daß er ebenso gut für Fußscheibenstücke gelte, gegen den zweiten, daß auch distale Stücke Wasser aufsaugen können, und gegen den dritten, daß über ein basi-apicales Wachstum nichts bekannt sei. CARLGREN meint, daß die allzu frühzeitige Schließung der Wundränder als hemmender Faktor wirken könne, doch trifft ihn hier wohl, sofern man das als alleinige Ursache betrachtet, der gleiche Einwand, den er selbst gegen MOSZKOWSKI erhebt, nämlich, daß in dieser Hinsicht kein prinzipieller Unterschied gegenüber den Fußscheibenstücken besteht. Mir scheint, daß folgende einfache Kombination der Anschauungen beider Autoren zur Erklärung der seltenen Regeneration oraler Hälften ausreicht. Sowohl an oralen Hälften wie Fußscheiben schließen sich die Wundränder sehr rasch. Bei beiden Hälften lösen sich sehr häufig die zurückgebliebenen Reste von Schlundrohr und Mesenterialfilamenten los. Dadurch aber entstehen im Falle der Fußscheiben napfförmige Gebilde, von deren Bodenfläche ohne weiteres die Regeneration einer neuen oralen Hälfte ausgehen kann; im Falle der oralen Hälfte dagegen entstehen ringförmige Gebilde, in deren Mitte sich ein großes Lumen befindet, wie wir sie oben beschrieben haben (Abb. 7) und bei denen nach Verschuß der Wundränder keine als Neubildungszone tauglichen Flächen mehr vorhanden sind. Ob außerdem noch Schwierigkeiten der Wasseraufnahme bzw. Turgeszenzregulation eine Rolle spielen, mag dahingestellt bleiben; daß die Wasseraufnahme bei *Actinia equina* sicher nicht ausschließlich auf die Fußscheibe beschränkt ist, wird durch das in Abb. 8—10 abgebildete Tier zweifelsfrei bewiesen, das keine Fußscheibe besaß, dessen Turgeszenzverhältnisse völlig normal waren und das in normaler Weise Nahrung aufnahm und sich kontrahierte. Alle diese Überlegungen sagen natürlich nur darüber etwas aus, warum der Prozentsatz oraler Hälften, an denen überhaupt Regenerationerscheinungen irgendwelcher Art auftreten so sehr gering ist. Warum aber in den Fällen, wo einmal Regeneration stattfindet, immer oder beinahe immer Heteromorphosen entstehen, bleibt, wie wir oben schon sagten, vorläufig ungeklärt.

Schließlich will ich noch auf eine eigenartige Erscheinung hinweisen.

Die Tentakel der Heteromorphosen zeigen von Anfang an die Farbe des Muttertieres (Abb. 8), wogegen die von Fußscheiben aus regenerierten Tentakelkränze und Mundscheiben bei roten und braunen Individuen von *Actinia equina* stets ziemlich lange die Farbe der grünlichen, also farbstofflosen Individuen tragen und erst allmählich die Farbe des Muttertieres annehmen. Abb. 11 zeigt ein derartiges Tier, bei dem außerhalb des neu regenerierten Tentakelkranzes am Wundrand — also außerhalb der eigentlichen Neubildungszone — noch ein einzelner Tentakel gebildet worden ist; dieser ist rot. Vielleicht darf man nach diesen Tatsachen vermuten, daß die Neubildungen, die von vornherein die gleiche Farbe wie das Ausgangstier zeigen (Heteromorphosen), als direkte Umdifferenzierungen und Ausstülpungen entstehen, während die zunächst farblosen Neubildungen (an Fußscheiben) echte Regenerationen darstellen.



Abb. 11.

Die vorstehenden Beobachtungen wurden im Sommer 1923 in der Biologischen Anstalt auf Helgoland begonnen. Der Leitung der Anstalt, insbesondere Herrn Dr. HAGMEIER, bin ich für vielfältige Unterstützung zu Dank verpflichtet. Der Aufenthalt auf Helgoland, der zunächst anderen Experimenten galt, wurde mir durch eine Beihilfe des „Ausschusses zur Förderung des wissenschaftlichen medizinischen Nachwuchses“ (Rockefeller Foundation) ermöglicht. Auch dafür möchte ich an dieser Stelle herzlichen Dank zum Ausdruck bringen.

Heidelberg, Mai 1924.

Literatur.

- ANDRES, A.: Intorno alla scissiparità delle attinie. Mitt. a. d. Zool. Stat. zu Neapel 3. 1882. — BLOCHMANN, F. u. HILGER, C.: Über *Gonactinia prolifera* Sars, eine durch Querteilung sich vermehrende Actinie. Morphol. Jahrb. 13. 1888. — BOHN, G.: Scissiparité et autotomie chez les Actinies. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 64. 1908. — CARLGREN, O.: Über die Regeneration der Seeanemonen. Förhandlingar vid nordiska naturforskare och läkaremötet. Helsingfors 1902, 6. Sekt. — DERS.: Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen. I. Über die Korrelationen zwischen der Regeneration und der Symmetrie bei den Actiniarien. K. svenska vetenskaps-akad. handl. 37. 1904a. — DERS.: Kurze Mitteilungen über Anthozoen. Zool. Anz. 27. 1904b. — DERS.: Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen. II. Ergänzende Untersuchungen an Actiniarien. K. svenska vetenskaps-akad. handl. 43. 1909. — C'ERFONTAINE, P.: Notes préliminaires sur l'organisation et le développement de différentes formes d'Anthozoaires. VII. Observations physiologiques sur l'*Astroides calycularis*. Bull. de l'acad. roy. des sciences, des lettres

et de beaux-arts de Belgique Jg. 61, 3. Ser., **22**. 1891. — Ders.: Contributions à l'étude des „Cerianthides“. Arch. de biol. **24**. 1909. — CHILD, C. M.: Form regulation in *Cerianthus*. I. Biol. bull. **5**. 1903. II—IV. Ebenda **6**. 1904. V—VII. Ebenda **7**. 1904. VIII, IX. Ebenda **8**. 1904/05. — Ders.: Factors of form regulation in *Harenactis attenuata*. II. Aboral restitution, hetromorphosis and polarity. Journ. of exp. zool. **7**. 1909. — Ders.: Desgl. III. Regulation in „rings“. Ebenda. — Ders.: Further experiments on adventitious reproduction and polarity in *Harenactis*. Biol. bull. **20**. 1910. — DICQUEMARE: An essay towards elucidating the history of the Sea-anemones. Philosoph. transact. London **63**. 1774. — Ders.: A second essay on the natural history of Sea-anemonies. Ebenda **65**. 1775. — Ders.: A third essay on the natural history of Sea-anemonies. Ebenda **67**. 1777. — FISCHER, P.: Recherches sur les Actinies des côtes océaniques de France. Nouv. arch. de muséum **10**. 1875. — Ders.: Contributions à l'actinologie française. Arch. de zool. exp. 2. sér. **5**. 1887. — GOSSE, PH. H.: Actinologia Britannica. A history of the British Sea-anemones and Corals. London 1860. — GUYON, G.: *Actinia mesembryanthemum* with three mouths. Zoologist **18**. 1860. — HAMMATT, M. L.: Reproduction of *Metridium marginatum* by fragmental fission. Americ. naturalist **40**. 1906. — HAUSDING, B.: Studien über *Actinoloba* (*Metridium*) *dianthus*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **38**. 1914. — HAZEN, A. P.: The regeneration of an oesophagus in the Anemone *Sagartia luciae*. Arch. f. Entwicklungsmech. **14**. 1902. — Ders.: Regeneration in the Anemone *Sagartia luciae*. Ebenda **16**. 1903. — KWIETNIEWSKI, K.: Über die Längsteilung bei *Actinia Cari*. Anz. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau, Mathem.-naturw. Kl., B. 1916. — LOEB, J.: Heteromorphosis: Studies in general physiology. Chicago 1905. (Deutsch: Würzburg 1891.) — MOSZKOWSKI, M.: Die Ersatzreaktionen bei Actinien (*Actinia equina* und *Actinoloba dianthus*). Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **24**. 1907. — NUSSBAUM, M.: Vorläufiger Bericht über die Ergebnisse einer Reise nach Kalifornien. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1887. — PAX, F.: Die Actinien. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. **4**. 1914. — TORREY, H. B.: Observations on monogenesis in *Metridium*. Proc. of the Californian acad. of sciences, 3. Ser., Zoology **1**. 1900. — Ders. u. MERRY, I. R.: Regeneration and non-sexual reproduction in *Sagartia Davisi*. Univ. of California Publ., Zoology **1**. 1904.

DAS SCHLÜPFEN DER ODONATEN.

Von

OTTO HERBERT MÜLLER,
Hohenstein-Ernstthal bei Chemnitz (Sa.).
(Eingegangen am 9. Oktober 1924.)

In seiner Arbeit „Odonatenstudien“ (1) gibt WESENBERG-LUND an, daß die Odonaten wahrscheinlich bei der Verwandlung Luft in die Intestina aufnehmen und sich dadurch ausdehnten. Diesen Schluß zieht er aus in Formol oder Alkohol gehärtetem Material bei dem das durchschnittene Abdomen vollkommen zirkelrund sei und aussähe, als ob es von einem großen Hohlraum ausgefüllt sei und der Darmkanal vollständig fehle. Bei näherem Zusehen zeige es sich, daß er nur kolossal aufgebläht sei, so daß er der Körperhaut dicht angeschlossen liege¹⁾. Das Tier habe sich vor der letzten Häutung sozusagen mit Luft aufgepumpt. Die Entleerung nach dem Schlüpfen müsse nun ganz plötzlich vor sich gehen; denn es sei ihm nie gelungen, solche aufgeblähte Tiere nach Hause zu bringen. Die Entleerung selbst hat er nicht beobachtet. Seine Ansicht glaubt er gestützt durch die Arbeiten PORTIERS (2) und JOUSSET DE BELLESME (3).

Demgegenüber steht die Erfahrung von Dr. RIS: Im unfertigen, kurzen, breiten, weichen und fast farblosen Stadium der frisch geschlüpften Tiere enthält der Darm Wasser. Beim Übergang in das schlanke, definitive, zur Härtung bereite Stadium wird *dieses Wasser aus dem Anus* in einigen klaren Tropfen *ausgeschieden*²⁾.

Auf Anregung von Herrn Dr. RIS beschäftigte ich mich dieses Jahr mit dem Problem, da er selbst durch Zeitmangel gehindert ist, eingehende Beobachtungen nach dieser Richtung zu machen.

Mein Ziel konnte ich natürlich nur dadurch erreichen, daß ich im Frühjahr eine große Anzahl von Exemplaren der drei Odonatenfamilien sammelte und diese im Laufe der Monate schlüpfen ließ.

Die Larven wurden einzeln oder mehrere zusammen — je nach der Größe der Gläser — gehalten. Ein eingestellter Holzstab, an dem sie mit Vorliebe sitzen, macht es ihnen möglich, zum Zwecke des Schlüpfens das Wasser zu verlassen. Daß man möglichst nur gleichgroße Exemplare der „raubgierigen“ Tiere zusammen hält, ist zur Genüge bekannt. Und selbst dann überwältigt zuweilen die eine Larve ihre Mitinsassin, wenn diese nach eben erfolgter Häutung ziemlich wehrlos ist.

¹⁾ Ich habe diese Erscheinung nachgeprüft und entsprechend vorgefunden.

²⁾ Nach einer brieflichen Mitteilung.

Die Fütterung, die von mancher Seite etwas schwierig genannt wird, da die Larven nur Lebendes annehmen, ist leicht durchzuführen, vor allem bei älteren Nymphen. Ich gab ihnen Larven von *Chironomus plumosus* und selbstgezogene Echyträen; jüngere erhielten *Daphnia* und *Cyclops*. Jüngste Stadien habe ich nicht gezogen, habe also über ihre Ernährung keine Erfahrung, doch glaube ich, daß sie wie frisch geschlüpfte Jungfische mit sogenanntem Infusorienwasser wohl hochzubringen sind.

Die nachfolgenden Angaben stützen sich auf die Beobachtung von etwa 107 Exemplaren aus den drei Odonatenfamilien. Davon entfallen:

- 63 auf Agrioniden (*Lestes viridis* Lind.,
Pyrrhosoma nymphula Sulzer,
Ischnura elegans,
Enallagma cyathigerum Charp.,
- 15 auf Äschniden (*Aeschna cyanea* Müll.,
Aeschna grandis L.),
- 29 auf Libelluliden (*Libellula quadrimaculata* L.,
Sympetrum flaveolum L.,
Sympetrum danae Sulzer).

In Verbindung mit diesen Beobachtungen habe ich die einschlägige Literatur, soweit sie mir zugänglich war, durchgesehen und gefunden, daß in bezug auf das Objekt noch nicht die Klarheit besteht, die wünschenswert wäre. Es ist da eine Anzahl Widersprüche zwischen den einzelnen Autoren vorhanden. Zum Teil werden Analogieschlüsse gezogen und Behauptungen aufgestellt, die wahrscheinlich als Tatsachen anzusprechen sind, aber leider noch der experimentellen Grundlage entbehren.

Im folgenden will ich nun meine hauptsächlich physiologischen Beobachtungen über die Entwicklung der Odonaten von der Nymphe zur Imago darbieten und zugleich die Arbeiten von anderer Seite kritisch beleuchten, sei es, daß sie mit mir übereinstimmen, sei es, daß ihre Angaben den meinen entgegenstehen.

Beobachtungen sollen gegeben werden, aufgestellte Behauptungen nur als Versuch einer Lösung der entsprechenden Fragen angesehen werden. Eingehendere Untersuchungen, die der Mikrotechnik usw. bedürfen, um zu verwertbaren Ergebnissen zu gelangen, behalte ich mir für später vor. Ich bin mir wohl bewußt, daß ich hier und da Bekanntes wiederhole. Aber das war schlechterdings nicht zu umgehen, wenn sich aus der Arbeit ein abgeschlossenes Bild des Schlüpfungsvorganges krystallisieren sollte.

Bei allen Odonatenfamilien stimmen die Vorgänge im Zusammenhang mit dem Schlüpfen bis auf Kleinigkeiten überein. Schon mehrere

Tage vorher trägt die Nymphe ein aufgeregtes Wesen zur Schau, besonders ausgeprägt bei den Äschniden, am wenigsten bei den Libelluliden. Während sie gewöhnlich ruhig an ihrem Holzstabe oder auf dem Grunde des Gefäßes sitzen, ohne sich irgendwie stören zu lassen, gehen sie zu dieser Zeit bei der geringsten Erschütterung in die „Tiefe“ und suchen sich den Blicken des Beobachters zu entziehen. Auch wenn man leise hinzutritt und ins Glas blickt, wandert das Tier auf die abgewendete Seite des Stabes. Diese Unruhe ist in den einschneidenden Umwandlungen, die jetzt im Körper vor sich gehen, begründet. Außerdem macht es die Hilflosigkeit des Tieres während des Schlüpfens nötig, sich für diesen Zweck einen geschützten und ungestörten Ort zu suchen.

Libelluliden und Agrioniden sitzen 1, 2 Tage zuvor stundenlang, manchmal den ganzen Tag außerhalb des Wassers, gehen auch ab und zu in dasselbe zurück. Die Äschnidenymphe aber kommt nicht ganz aus dem Wasser, sondern sitzt oft 4—5 Tage vor dem Schlüpfen, ohne in dieser Zeit Nahrung aufzunehmen, ruhig am Stabe, das Abdomen und den hinteren Teil des Thorax im Wasser, den Prothorax und einen Teil des Metathorax mit den beiden dorsalen Thoraxstigmaen über dem Wasser, so daß ein regelrechter „krummer Buckel“ entsteht. Aufgescheucht taucht sie unter, öffnet die Analklappe weit und schwimmt unter Umständen ein Stück umher, um aber in absehbarer Zeit wieder am Stengel emporzuklettern und die alte Stellung einzunehmen. Dabei habe ich mehrmals beobachten können, daß den beiden Stigmaen, intermediär zwischen Pro- und Mesothorax gelegen, eine kleinere oder größere Anzahl von Luftblasen entwich, sobald das Tier nahe an die Oberfläche kam. Doch geschah dies in ungleichem Maße: einmal gab das linke Stigma 6, das rechte 4 Bläschen, ein zweites Mal das eine 13, das andere 7, ein drittes Mal gab nur eins Luftblasen, wohl ein Beweis für die Angaben PORTIERS (2), daß die beiden Stigmaen ungleich permeabel seien.

Sobald sich das Tier fixiert hatte, erfolgten rhythmische Bewegungen des Abdomens, vor allem sichtbar durch das alternierende Öffnen und Schließen der Analklappe im Rhythmus 30 pro Minute, der konstant blieb, während die Exkursionsweiten der Appendices immer kleiner wurden, bis schließlich die Klappe ganz geschlossen blieb (*Aeschna cyanea*).

Das Schlüpfen selbst geschieht meist in den frühen Morgenstunden und wird von der Witterung stark beeinflusst. So habe ich es schon zu allen Tageszeiten beobachten können, sogar mehrere Male des Nachts zwischen 11 und 1 Uhr (*Aeschna cyanea*).

Die Sprengung der Hülle vollzieht sich, wie es JOUSSET DE BELLESME (3) kurz und treffend beschrieben: „Das Insekt zersprengt die alte Haut in der Höhe des Thorax. Der Riß erweitert sich, erreicht das Occiput, aber breitet sich niemals nach dem Abdomen hin aus. Man

sieht quer zu den Rändern des Spaltes die Höhe des Thorax, den Kopf, die ungestalteten und zusammengebündelten Flügel, endlich das Abdomen herauskommen.“ Erst während dieses Vorganges schwellen nach ihm Kopf, Auge, Thorax und Abdomen nacheinander an. Diese Behauptung stimmt nicht mit meinen Beobachtungen überein. Schon die Nymphenhülle ist Tage vorher bis aufs äußerste gespannt, so daß man die Konturen der Imago in der Form, die sie kurz nach dem Schlüpfen zeigt, vollkommen erkennen kann; vor allem ist dies bei *Aeschna*-Arten sehr deutlich. Ist der Thorax aus der Hülle hervorgeschoben, so tritt bei Äschniden und Libelluliden — bei Agrioniden nur manchmal — eine oft 20 Minuten und länger dauernde Ruhepause ein, zu deren Beginn das Tier schlafft hintenüber fällt, um dann plötzlich und mit energischem Druck sich aufrichtend den Stengel zu umfassen und das Abdomen vollends aus der Hülle zu ziehen. Nun beginnen sich die Erscheinungen zu zeigen, die im Mittelpunkt der Arbeit stehen sollen. Ich muß vorausschicken, daß sich nun die vollständige Entwicklung nach dem Ausspruch JOUSSET DE BELLESME (zitiert in 2) in weniger als einer Stunde vollzieht. Und PORTIER (2) widerspricht dem nicht. Bei allen Nymphen, mit denen ich experimentierte, dauerte es stets, wie schon einleitend angegeben, mindestens 2 Stunden, ehe die Imago die volle Größe und definitive Gestalt besaß, während die endliche Färbung sich erst mehrere Tage später zeigte.

Verblüffend schnell geschieht dann die Entfaltung der quer- und längsgefalteten Flügel, die bei der ausgebildeten Imago z. B. 48 mm bei *Aeschna cyanea*, 28 mm bei *Sympetrum flaveolum* messen, während die Länge ihrer Futterale bei der Nymphe 9 bzw. 6 mm beträgt. Doch ist auch hierfür wohl durchschnittlich 1 Stunde die Zeitspanne vom Platzen der Hülle bis zur vollen Entfaltung der Flügel. Dies geschieht unter dorsoventralen Schwingungen des S-förmig gekrümmten Hinterleibes, oft auch noch seitlich bohrenden Windungen desselben. Damit verbunden sind von Zeit zu Zeit — besonders anfänglich — mehr oder weniger heftige Zuckungen, deren Heftigkeit und Häufigkeit nachläßt, wenn die Flügel voll entfaltet sind.

Wie diese schnelle Entfaltung geschieht, ist experimentell noch nicht gesichert, aber zweierlei ist mir vollkommen klar: Die großen dorsalen Thoracalstigmen spielen eine große Rolle dabei, und das schnelle Aufpumpen der Flügel wird durch Einpressen von Blut in die Flügelrippen bewirkt¹⁾, wie es z. B. auch KUWERT für die Lepidopteren bei *Sphinx* und *Deilephila* annimmt (5). Für das letztere spricht meine Beobachtung, daß bei geringer Verletzung der sich entfaltenden Flügel die ganze Fläche derselben bald mit Blutflüssigkeit überschwemmt

¹⁾ Siehe darüber auch JOUSSET DE BELLESME (7).

wird, so stark, daß man wohl annehmen muß, daß infolge immensen Druckes die gesetzte Öffnung vergrößert worden ist. Auch stoppt in diesem Falle die weitere Entfaltung, und das Abdomen bleibt geschwollen, so daß das Tier früher oder später zugrunde geht. Die Angabe KISSLINGS (6): „Nach dem Ausschlüpfen rinnt auch über die Flügel ein gelblicher Saft (*Aeschna cyanea* Müll.)“ ist danach in dem Sinne zu deuten, daß es sich hier nur um beschädigte Tiere gehandelt haben kann.

Was die dorsalen Thoraxstigmen anbetrifft, so ist die Ansicht PORTIERS (2) nach meinen Beobachtungen die richtige. Sie sind die Stigmen des Schlüpfens („appareils d'éclosion“). Schon Tage vorher atmet die Nymphe — wie schon oben gezeigt — durch diese Stigmen, während die Rectalatmung immer mehr zurücktritt, erst in zweiter Linie, im Notfalle, in Betracht kommt. Die Analklappe ist währenddessen geschlossen. Die Appendices weichen aber sofort wieder auseinander, wenn das Tier ganz unter Wasser geht. Durch die Thoraxstigmen wird auch die Luft aufgenommen, die für den Schlüpfungsprozeß erforderlich. Sie öffnen sich sofort nach dem Verlassen der nymphalen Hülle in stetigem Wechsel und mit großer Intensität, was man bei *Aeschna* mit bloßem Auge sehr deutlich beobachten kann. Ein Luftschlucken ist also nicht nötig und kommt nicht in Betracht, da die Organisation des Mundraumes dies wohl kaum zuläßt. So dürfte JOUSSET DE BELLESME¹⁾ (3) unrecht haben, wenn er sagt: „Dès que la tête de l'insecte est sortie de son enveloppe, celui-ci déglutit de l'air: il en emmagasine peu à peu dans son tube digestif autant qu'il en peut contenir. C'est par la bouche que l'air est introduit, car le thorax est gonflé à une époque, où l'abdomen ne l'est pas encore“ (S. 55).

Dem widerspricht auch PORTIER (2) und betont sehr richtig, daß die Anschwellung dem Durchbrechen der Hülle vorangeht und daß der Kopf des Insektes in diesem Moment noch darin steckt.

Daß es aber Luft ist, die die Intestina bläht, darin stimmen beide Autoren überein.

PORTIER (2) sagt: Sobald die Nymphe das Wasser verlassen hat, dringt durch die dorsalen Thoraxstigmen die Luft in das Innere des Darmes durch die Wände des Verdauungsrohres, sich darstellend als eine Art gasiger Secretion von seiten der epithelialen Zellen des mittleren Intestinums, die ihre Analogie in den Vorgängen in der Schwimmblase der Fische finde. Die Luft könne so auf dem Niveau des Oesophagus und dem Ende des mittleren Intestinums unter Druck angehäuft werden.

Wenn auch die Luft vorerst nicht die Intestina füllt, so ist sie es doch sicher, die bei Unterstützung durch die rhythmischen Bewegungen

¹⁾ Nach PORTIER (2) zitiert.

des Abdomens in großer Menge durch die obengenannten Stigmen aufgenommen, die Blutflüssigkeit in die Flügeladerung treibt und so die schnelle Entfaltung der Flügel bewirkt. Und eine bestimmte Schnelligkeit ist auch dazu nötig, da die Flügel sehr bald zu erhärten beginnen und es dann nicht mehr möglich ist, diese genügend aufzupumpen. Tiere, die ich anfangs hinderte, die Schwingungen des Abdomens ergiebig auszuführen, indem ich sie einfach auf den Boden legte, konnten das Versäumte nicht nachholen und behielten verkrüppelte, nicht voll ausgespannte Flügel.

Nun wollte ich gern feststellen, ob eine Verstopfung der Stigmen die Entwicklung des Insektes unmöglich mache. Ich bestrich zuerst die dorsalen Thoraxstigmen einer großen eben geschlüpfen *Aeschna* mit Öl, dann versuchte ich dasselbe mit Butter, bei einer anderen Larve natürlich. Wenn das letztere auch deutlichere Bilder lieferte, so mußte ich doch in beiden Fällen feststellen, daß die Entfaltung der Flügel etwas verzögert wurde, daß sie aber voll entwickelt wurden, wenn auch dabei die Bewegungen des Abdomens mehr hastig-unruhig und ruckweise erfolgten.

Die Streckung des Abdomens dagegen wurde nicht erreicht, Abgabe des aufgenommenen Wassers durch den Anus wurde trotz mehrstündiger Beobachtung nicht gesehen. Die Tiere lebten trotzdem noch längere Zeit bei Anwendung von Öl, waren aber bei Verklebung mit Butter schon am nächsten Morgen tot.

So war das erhoffte Ergebnis nur ein teilweises; ob das physiologisch begründet ist und sich stets so darstellt oder in einem Fehler meiner Technik liegt, bedarf noch späterer Untersuchungen.

Während der Entwicklung der Flügel zeigt sich an dem kurzen, geschwollenen Abdomen keine Verlängerung. Erst wenn diese voll entfaltet, beginnt das Abdomen allmählich seine definitive Gestalt anzunehmen, die von einer sukzessiven Abgabe klarer Wassertropfen durch den Anus begleitet ist. Wasser wird abgegeben, wie Dr. Ris richtig behauptet, und wie ich durch die Beobachtung von mehr als 100 Schlüpfvorgängen bei allen drei Familien einwandfrei festgestellt habe. Dieses Wasser muß vorher durch den Anus aufgenommen worden sein. Daß es dazu dient, die Intestina zu blähen und das Platzen der Hülle zu fördern, ist wohl von vornherein klar. Und daß es auch hier wieder die durch die dorsalen Stigmen auf eine ganz bestimmte Weise eingeführte Luft ist, die das Wasser allmählich aus dem Darne treibt, ist mir auf Grund meiner Experimente auch selbstverständlich. Die Menge des abgegebenen Wassers entspricht ungefähr dem Volumen der Intestina. Zahl der Tropfen und Größe derselben standen in umgekehrtem Verhältnis. Wurde das Tier während dieser Periode gestört, so wurde meist ein großer Tropfen abgegeben.

Um einen Einblick in diese sukzessive Entwicklung zu geben, lasse ich in tabellarischer Form ein paar Tagebuchaufzeichnungen folgen, die nach der einen oder anderen Seite nähere Einzelheiten angeben:

1. 1 ♀; *Enallagma cyathigerum* Charp. 1. IV. 1924.

Als ich 1³⁰ nachmittags die Libelle bemerkte, war sie schon geschlüpft und saß seitlich von der Exuvia, zur Hälfte den Körper über derselben. Der Leib, der das unfertige, kurze, breite, weiche, fast farblose Stadium zeigte (die später dunklen Flecke schimmerten hellgrün, das andere rosa), führte erst in schnellerer Folge, dann in größeren Zwischenräumen Zuckungen aus; aus dem Anus traten krystallklare Flüssigkeitstropfen, teils kleiner, teils größer, durchschnittlich in Größe eines Kopfes einer gewöhnlichen Stecknadel.

17. Tropfen: Erstes kurzes Lüften der Flügel.

18.	„	2 ⁰⁷
19.	„	2 ¹⁰
20.	„	2 ^{16,5}
21.	„	2 ¹⁹
22.	„	2 ²¹
23.	„	2 ²⁴
24.	„	2 ^{25,9}
25.	„	2 ²⁹

2³⁷ Erster Flug ans Fenster: Gestalt fertig.

2. 1 ♂; *Pyrrhosoma nymphula* Sulzer; 1. V. 1924.

8³⁰ vormittags. Die Nymphe spaziert auf dem Rande ihres Wohnglases umher, nachdem sie am Abende vorher am Stabe zu $\frac{2}{3}$ außerhalb des Wassers saß.

9¹⁰. Die Hülle platzt; der Körper schiebt sich langsam heraus gerade in die Höhe. Die später intensiv dunkleren Zeichnungen sind schon rot gefärbt vorhanden; ebenso die schwarzen Punkte.

9⁴⁵. Gänzlich aus der Exuvia und Erfassung des Stäbchens. Dorso-ventrale Bewegungen, ab und zu sehr heftig. Flügel horizontal und vertikal gefaltet. Zusehends Verlängerung der erst bräunlich, dann gelb schimmernden Flügel.

9⁵⁵. Die Flügel überragen 3 mm das Abdomen; Pterostigma wird dunkel-gelb sichtbar.

10⁰¹. Flügel überragen 10 mm das Abdomen.

10⁵⁵. Die Heftigkeit der Zuckungen läßt nach, nachdem die Flügel ihre reale Länge erreicht. Regelmäßige, fast unmerkliche Bewegungen des Abdomens, die kurz vor dem Abscheiden eines Tropfens etwas ergiebiger und heftiger sind.

Länge des Abdomens jetzt 28 mm.

1. Tropfen: 4—6 Stecknadelköpfe groß.

11 ¹¹	2. Tropfen;	11 ⁴⁶	6. Tropfen;
11 ²⁰	3. „	11 ^{57,5}	7. „
11 ²⁷	4. „	12 ^{16,5}	8. „
11 ³⁷	5. „		

Definitive Gestalt ist mit 8. Tropfen erreicht.

3. 1 ♀; *Aeschna cyanea* Müll.; 19. VI. 1924.

5⁴⁵. Aus dem Wasser.

9²⁹. Hülle platzt, vorher lebhaft, oft stark zuckende Bewegungen.

10⁰⁰. Flügel voll entfaltet.

10³⁰. Beginn der Wasserabgabe.

11¹⁵. Volle Größe.

12⁰⁰. Erster Flug nach dem Fenster.

12³⁰. Durchs offene Fenster entwichen.

4. 1 ♂; *Aeschna cyanea* Müll.; 6. VII. 1924.

6⁵⁵ vormittags. Tier hängt aus der Hülle hintenüber.

7³⁰. Zieht seinen Körper vollständig heraus. Bewegungen des Abdomens 90 pro Minute. Aber ab und zu heftiger; daneben herlaufend peristaltische Bewegungen des Abdomens. Die Entfaltung der Flügel geht vor sich. Körper dabei S-förmig gekrümmt.

8⁰⁰. Flügel voll entfaltet; Pterostigma wird immer deutlicher.

8⁴⁰ erster Tropfen.

9³⁰ Imago voll entwickelt.

Am Ende meiner Arbeit weise ich noch einmal darauf hin, daß sie nur ein kurzes Referat sein soll und daß die gefundenen und die von anderen Autoren angegebenen Tatsachen später noch einmal eingehender experimentell untersucht und behandelt werden sollen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich in den folgenden Sätzen zusammenfassen:

I. Die dorsalen Thoraxstigmen, intermediär zwischen Pro- und Mesothorax gelegen, treten bei den Libellenlarven schon Tage vor dem Schlüpfen in Tätigkeit, während eine Funktion der lateralen Thoraxstigmen weder kurz vor noch kurz nach dem Schlüpfen beobachtet werden konnte. Ihr Zweck ist zu dieser Zeit ein doppelter:

1. Sie ergänzen die larvale Atmung, da bei der Umwandlung von der Nymphe zur Imago infolge der einschneidenden innerlichen Veränderungen die Rectal-, bzw. Caudalkiemmen stetig funktionsunfähiger werden.

2. Sie sind „die Stigmen des Schlüpfens“. Indem sie in großer Menge Luft einführen, bewirken sie das schnelle Aufpumpen der Flügel durch Einpressen von Blut in die Flügelrippen. Auch treibt die eingeführte Luft wohl späterhin das vorher in die Intestina aufgenommene Wasser durch den Anus aus.

II. Die Schwellung der Nymphe bzw. Imago ist schon Tage vor dem Schlüpfen wahrzunehmen.

III. Die Entfaltung der Flügel nimmt mindestens 1 Stunde in Anspruch.

IV. Die Streckung des Abdomens zur definitiven Gestalt beginnt in der Regel erst nach der Entfaltung der Flügel.

V. Die Verstopfung der dorsalen Thoraxstigmen mit Öl bzw. Butter konnte die Entfaltung der Flügel nicht hindern, während die Streckung des Abdomens nicht erreicht wurde, und das Tier früher oder später einging.

VI. Das Abdomen erlangt seine definitive Gestalt unter Abgabe von klaren Wassertropfen, die vorher durch den Anus aufgenommen wurden, um die Intestina zu blähen und das Platzen der Hülle zu fördern.

Literatur.

1. WESENBERG-LUND, C.: Odonatenstudien. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1913. 155—228, 375—422. — 2. PORTIER, P.: Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. Arch. de zool. exp. et gén. Ser. 5, 8, 89. 1911. — 3. JOUSSET DE BELLESME: Physiologie des Insectes. Digestion, déplissement des ailes spec. chez la *Libellula depressa*. Rev. scientifique No. 38, 904. — 4. Ders.: Des phénomènes physiologiques de la métamorphose chez la Libellule déprimée. (Letztere Arbeit zitiert nach 2.) Paris: Germer-Baillière 1878. — 5. KUWERT: Wahrnehmungen über Insektenentwicklung. Entomol. Nachr. 1879. 73. — 6. KISSLING, H.: I. Die bei Tübingen vorkommenden Wasserjungfern. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde, Württemberg 44. 1888. — 7. JOUSSET DE BELLESME: Phénomènes, qui accompagnent la métamorphose chez la Libellule déprimée. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 85, 448 et suiv. 1877. (Mémoire de M. JOUSSET DE BELLESME, présenté par M. E. BLANCHARD.) — 8. BABAK, E. u. FOUSTKA, OT.: Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 119, 530. (1907). — 9. LANG-HESCHELER: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. 4, Arthropoden. Jena: G. Fischer 1921. — 10. Note de M. J. KUNKEL d'HERCULAI, présentée par M. E. BLANCHARD: Du rôle de l'air dans le mécanisme physiologiques de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Insectes Orthoptères de la famille des Acridides. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 110, 807 suiv. 1890. — 11. OUSTALET, E.: Note sur la respiration chez les nymphes des Libellules. Ann. des sciences nat. (5) T. M. 1896. — 12. POLETAJEWA, OLGA: Quelques mots sur les organes respiratoires des larves des Odonates. Horae de la soc. entomol. Ross. 15. 1880. — 13. SADONES, J.: L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La cellule 11, Fasc. 2, 171—326. 1896.

Soeben erschien

die 2. Hälfte des zweiten Bandes vom

Handbuch der experimentellen Pharmakologie

Bearbeitet von bekannten Fachmännern

Herausgegeben von

A. Heffter

Professor der Pharmakologie an der Universität Berlin

1378 Seiten mit 148 zum Teil farbigen Textabbildungen

87 Goldmark / Fürs Ausland 20,75 Dollar

INHALTSVERZEICHNIS

- A. R. Cushny*-Edinburg: Die Atropingruppe.
Walter E. Dixon-Cambridge: Nicotin, Coniin, Piperidin, Lupetidin, Cystisin, Lobelin, Spartein, Gelsemin. Mittel, welche auf bestimmte Nervenzellen wirken.
Walter E. Dixon und *Fred Ransom*-Cambridge: Quebracho-Alkaloide.
Walter E. Dixon und *Fred Ransom*-Cambridge: Pilocarpin, Physostigmin, Arecolin. Gifte, welche bestimmte Nervenendigungen erregen.
Walter E. Dixon und *Fred Ransom*-Cambridge: Physostigmin.
Walter E. Dixon-Cambridge: Areca-Alkaloide.
E. Starkenstein-Prag: Die Papaveraceenalkaloide.
G. Joachimoglu und *E. Keeser*-Berlin: Kakteenalkaloide.
G. Joachimoglu-Berlin: Cannabis (Haschisch).
G. Joachimoglu und *E. Keeser*-Berlin: Hydrastisalkaloide.
Paul Trendelenburg-Freiburg i. Br.: Adrenalin und adrenalinverwandte Substanzen.
Arthur R. Cushny-Edinburg: Mutterkorn.
W. Straub-München: Die Digitalisgruppe.
Max Cremer und *Rudolf W. Seuffert*-Berlin: Phlorhizin.
R. Robert†-Rostock: Die Saponingruppe.
E. Rost-Berlin: Gerbstoffe.
W. Straub-München: Die Filixgruppe.
A. Jodlbauer-München: Bittermittel, Cotoin, Aristolochin.
R. Magnus-Utrecht: Allgemeines über Abführmittel. Anthrachinonderivate, Chrysarobin, Phenolphthalein.
R. Magnus-Utrecht: Drastische Abführmittel. Allgemeines, Koloquinten (*Colocynthin*), Elaterin, Podophyllin, Podophyllotoxin, Convolvulin, Jalapin (Scammonin), Turpethin, Ipomoein, Gummi-Gutti, Cambogiasäure, Euphorbium, Lärchenschwamm, Agaricinsäure.
Edwin Stanton Faust-Basel: Pilzgifte.
Martin Jacoby-Berlin: Ricin, Abrin, Crotin.
Edwin Stanton Faust-Basel: Tierische Gifte.
A. Schnabel-Berlin: Die Bakterientoxine.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

EMIL FISCHER
GESAMMELTE WERKE

Herausgegeben von

M. Bergmann

Untersuchungen über Triphenylmethan-Farbstoffe, Hydrazine und Indole. 889 Seiten. 1924.

39 Goldmark; geb. 40,50 Goldmark / 9,30 Dollar; geb. 9,65 Dollar

Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Proteine II. (1907—1919.) 932 Seiten. 1923.

29 Goldmark; geb. 32 Goldmark / 7 Dollar; geb. 7,65 Dollar

Untersuchungen über Kohlenhydrate und Fermente I.

(1884—1908.) 920 Seiten. 1909.

22 Goldmark / 5,30 Dollar

Untersuchungen über Kohlenhydrate und Fermente II.

(1908—1919.) 543 Seiten. 1922.

19 Goldmark geb. 22 Goldmark / 4,55 Dollar; geb. 5,25 Dollar

Untersuchungen über Depside und Gerbstoffe.

(1908—1919.) 545 Seiten. 1919.

21,80 Goldmark; geb. 25 Goldmark / 5,20 Dollar; geb. 6 Dollar

Untersuchungen in der Puringruppe. (1882—1906.) 616 Seiten.

1907.

15 Goldmark; geb. 19 Goldmark / 3,60 Dollar; geb. 4,55 Dollar

Untersuchungen aus verschiedenen Gebieten. Vorträge und Abhandlungen allgemeinen Inhalts. 924 Seiten. 1924.

40,50 Goldmark; gebunden 42 Goldmark / 9,65 Dollar; geb. 10 Dollar

Aus meinem Leben. Mit 3 Bildnissen. 210 Seiten. 1922.

Geb. 9,50 Goldmark / 2,30 Dollar